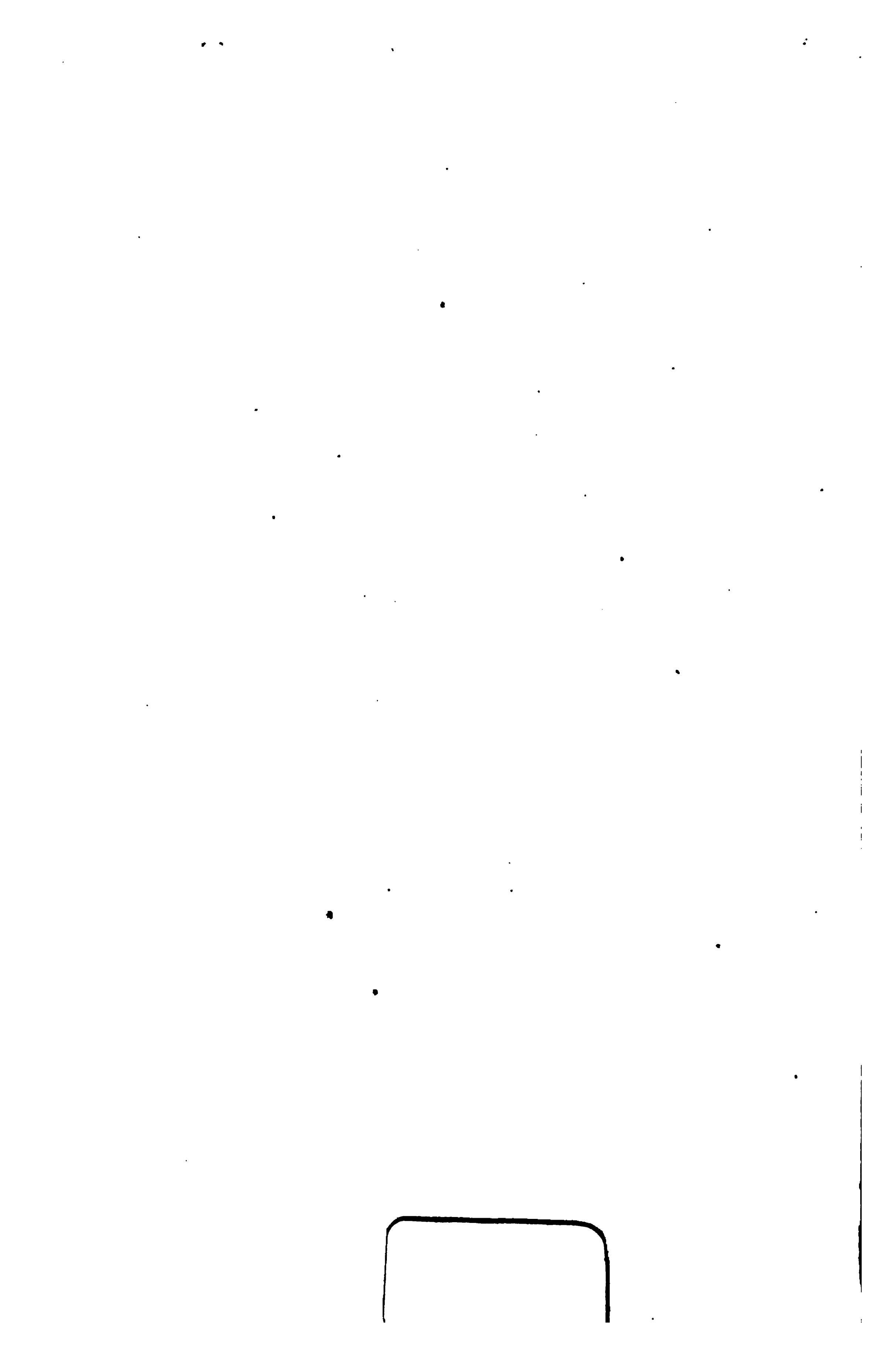
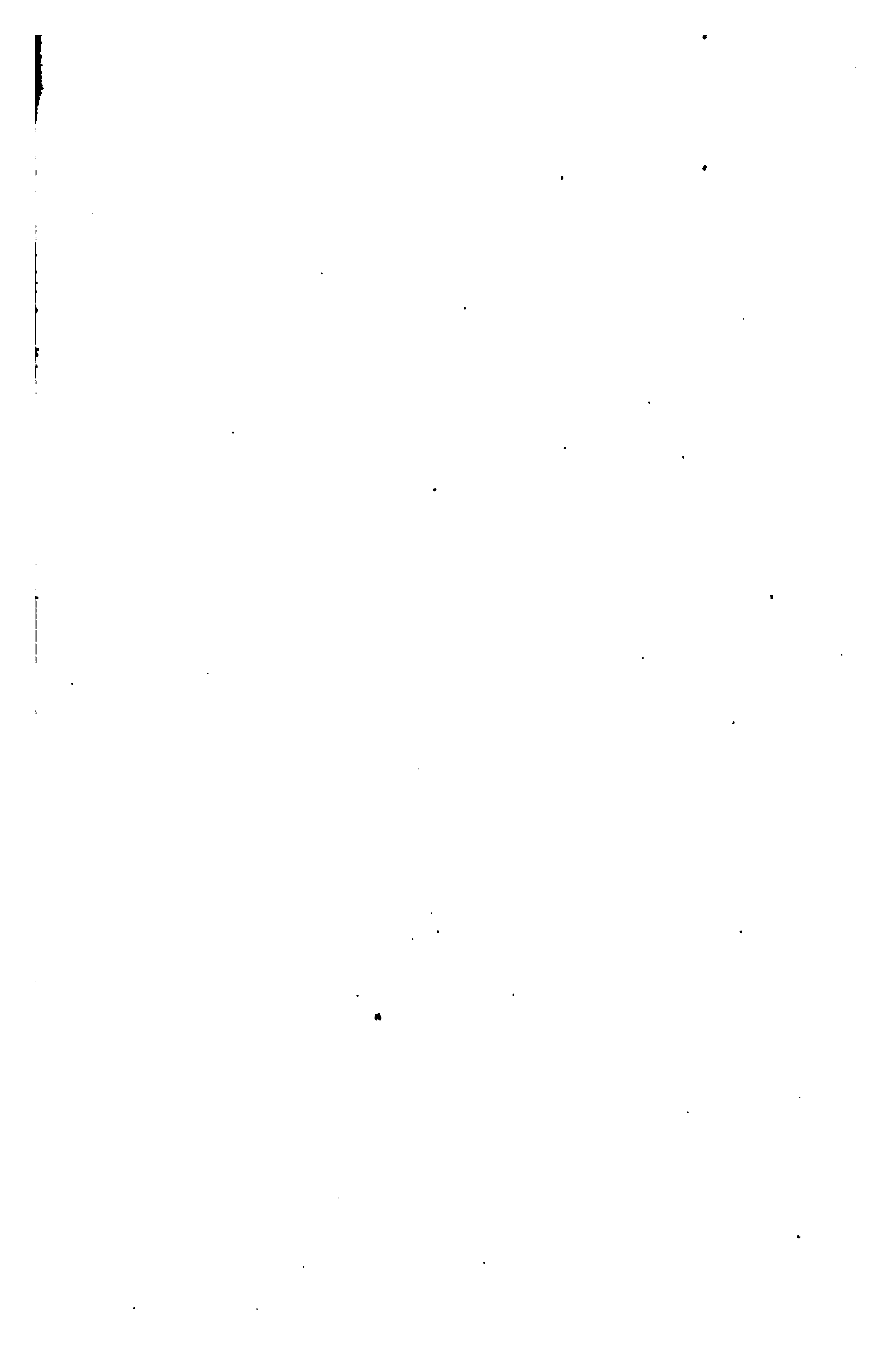






ARCHIV

FÜR DIE GESAMMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. E. F. W. PFLÜGER,

ORD. ÖFFENTL. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT
UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES ZU BONN.

FÜNFUNDNEUNZIGSTER BAND.

MIT 3 TAFELN, 61 TEXTFIGUREN.

BONN, 1903.
VERLAG VON EMIL STRAUSS.

Inhalt.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben am 10. März 1903.

Seite

Untersuchungen über das Abklingen der Erregung im Sehorgan nach kurzdauernder Reizung. Von Prof. C. Hess (Würzburg). (Mit 1 Textfigur und Tafel I) 1

Ueber die Darstellung des Glykogens nach Victor Hensen. Von E. Pflüger. (Physiologisches Laboratorium in Bonn) 17

Ueber den Glykogengehalt der fötalen Leber. Von E. Pflüger 19

Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. Von Wolfgang Ostwald. (Mit 9 Textfiguren) 23

Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzirung im Bienenstaat. (Ein Beitrag zur Vererbungsfrage.) Von Ferd. Dickel, Darmstadt. (Mit 1 Textfigur) 66

Drittes und viertes Heft.

Ausgegeben am 30. März 1903.

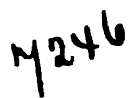
Untersuchungen zur Methode der Fettbestimmung in thierischem Material. Von Dr. phil. W. Glikin. (Aus dem thierphysiologischen Laboratorium der landw. Hochschule zu Berlin) 107

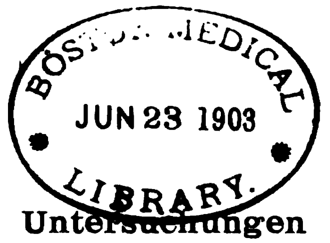
Ueber den respiratorischen Stoffwechsel bei statischer Arbeit. Von Arthur Bornstein und Ernest Poher. (Aus dem thierphysiol. Institut der Kgl. landwirthschaftl. Hochschule zu Berlin) 146

Zusatz zu vorstehender Arbeit. Von N. Zuntz 157

Ueber die Beziehungen zwischen Körpergrösse und Stoffverbrauch der Hunde bei Ruhe und Arbeit. Von Dr. med. B. Slowtzoff. (Aus dem thierphysiol. Institut der Kgl. landwirthschaftl. Hochschule zu Berlin) 158

*







Untersuchungen über das Abklingen der Erregung im Sehorgan nach kurzdauernder Reizung.

Von

Prof. **C. Hess** (Würzburg).

(Mit 1 Textfigur und Tafel I.)

In mehreren Abhandlungen habe ich früher[1]) eine Reihe von Erscheinungen beschrieben, die sich bei geeigneter Versuchsanordnung nach kurzdauernder Reizung des Sehorgans mit farblosem und mit farbigem Lichte beobachten lassen. Da verschiedene Nachuntersucher bisher nicht im Stande gewesen sind, das dort Beschriebene zu sehen, so war mir daran gelegen, eine Methode zu finden, mit der es auch dem in solchen Untersuchungen Ungeübten ohne besondere Hülfsmittel möglich wäre, sich durch eigene Beobachtung eine Vorstellung von dem Ablaufe des Erregungsvorganges nach kurzdauernder Reizung des Sehorgans zu machen und die Richtigkeit meiner darauf bezüglichen Angaben selbst zu controliren.

Zum leichteren Verständnisse des Folgenden sei kurz angeführt, dass ich nach kurzdauernder Reizung des Sehorgans mit bewegter farbiger Lichtquelle unter den günstigsten Verhältnissen folgende sechs Nachbildphasen unterscheiden konnte: 1. Die primäre Erregung (= Phase 1). 2. Ein kurzes dunkles Intervall (= Phase 2). 3. Ein kurzdauerndes, zum Reizlichte im Allgemeinen gegenfarbiges Nachbild, heller als die Umgebung (= Phase 3). 4. Ein längeres, dunkles Intervall (= Phase 4). 5. Ein längerdauerndes, dem Reizlichte gleichgefärbtes, wenig gesättigtes Nachbild (= Phase 5), heller als die Umgebung, aber weniger hell als Phase 3. 6. Ein länger dauerndes dunkles Nachbild, das meist nicht unmittelbar nach dem Schwinden der Phase 5 deutlich sichtbar wird, sondern erst eine kurze Zeit später (= Phase 6).

Es ist nun in der That mit einer äusserst einfachen Versuchsanordnung leicht möglich, nicht nur die meisten der von mir bisher

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 49 S. 190 (1891); Arch. f. Ophthalm. Bd. 40 H. 2 S. 259 (1894); Bd. 44 H. 3 S. 445 (1898); Bd. 51 H. 2 S. 225 (1900); Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane Bd. 27 (1901).

mitgetheilten Beobachtungen zu wiederholen, sondern diese auch nach verschiedenen Richtungen zu erweitern. Es genügt dazu ein einfacher Streif mattweissen Cartons von etwa 10—15 cm Länge und 3—6 mm Breite. Man bewegt denselben in einem Abstande von etwa 50 cm mit mässiger Geschwindigkeit[1]) vor dem beobachtenden Auge vorüber, das (bei verdecktem zweiten) auf die Mitte einer gleichmässig dunklen Fläche gerichtet ist.

Ein besonderes Dunkelzimmer ist für diese Versuche nicht nothwendig; einen grossen Theil derselben kann ich an meinem Schreibtische sitzend vornehmen, wenn ich das Auge auf einen gleichmässigen, faltenlosen, dunkelbraunen Vorhang an der gegenüberliegenden Wand richte; es eignet sich jede gleichmässig dunkle Fläche ohne sichtbare Details, z. B. die Oeffnung einer in ein verdunkeltes Zimmer führenden Thüre oder die dunkle Wand eines Dunkelzimmers. Der Geübte braucht kein besonderes Fixirzeichen; für den Ungeübten, der darauf nicht gerne verzichtet, bietet die Methode den Vorzug, dass z. B. auf einer dunkelgrauen Wand ein dunkles oder schwarzes Fixirzeichen angebracht werden kann, da aus früher von mir eingehend besprochenen Gründen die beliebte Anwendung heller bezw. leuchtender Fixirzeichen zu vermeiden ist. Ausserdem kann das foveale Gebiet durch besondere Methoden (s. u.) leicht kenntlich gemacht werden.

Die Lichtstärke des Reizlichtes lässt sich leicht beliebig innerhalb der hier erforderlichen Grenzen variiren, indem man die Neigung des Papierstreifs zu der Lichtquelle oder seinen Abstand von dieser variirt. (Ueber die Untersuchung mit farbigen Lichtern, die gleichfalls mit dieser Methode leicht ausführbar ist, siehe unten).

Diese absichtlich möglichst einfach gewählten Versuchsanordnungen lassen sich natürlich leicht nach verschiedenen Richtungen vervollkommnen: So benutze ich z. B. vielfach, um die zwar in mancher Beziehung vortheilhafte, doch aber oft unbequeme Bewegung des Streifs mit der Hand zu vermeiden, ein langes Pendel mit beliebig regulirbarer (im Allgemeinen sehr geringer) Schwingungsgeschwindigkeit. Der weisse Streif ist nach oben von der Achse des Pendels, in dessen Verlängerung, so angebracht, dass ihn der Beobachter vor einem dunklen Grunde sich bewegen sieht. Durch Vorsetzen passender Gläser bringt man den Streif in den in etwa 50 cm Abstand verlegten Fernpunkt des Auges, so dass von ihm ein scharfes Bild auf der Netzhaut entworfen wird; schon so können, da

1) Als „mässige“ Geschwindigkeit bezeichne ich hier eine solche, bei der der bewegte Papierstreif in einer Secunde um etwa 10—25 cm verschoben wird.

dann vom Hintergrunde nur ein verwaschenes Bild entworfen wird, etwa störende Details desselben innerhalb gewisser Grenzen unschädlich gemacht werden. Durch Vorsetzen passender röhrenförmiger Blenden lassen sich etwa die Beobachtung störende Nebeneindrücke ausschalten, so dass der Beobachter nur den dunkeln Hintergrund und den sich darüber bewegenden Streifen sieht. Bei anderen Versuchen war der weisse Streif auf einer mit mattschwarzem Tuche bespannten Trommel befestigt, die durch Elektromotor in langsame Umdrehung versetzt wurde.

Die Vorzüge der Untersuchung mit einem streifenförmigen Reizlichte habe ich schon früher ausführlich auseinander gesetzt: Wesentlich sind einmal die Entbehrlichkeit eines Fixirpunktes zur Untersuchung der fovealen Nachbilder, dann die Möglichkeit einer directen Vergleichung dieser letzteren mit den extrafovealen Nachbildtheilen.

Bewegt man einen etwa 6 mm breiten weissen Streif in der geschilderten Weise am Auge vorüber, so ist unmittelbar hinter ihm Phase 2 als tief dunkles Intervall, dann Phase 3 als heller, zum ersten paralleler Streif sichtbar, der im Allgemeinen ungefähr ebenso breit oder wenig breiter erscheint, als der der primären Erregung entsprechende Streif. Er ist bei Anwendung angenähert farblosen Reizlichtes farblos hell, bei Anwendung farbigen Lichtes in vielen Fällen ungefähr gegenfarbig, z. B. bei Benutzung einer gewöhnlichen Glühlampe zur Beleuchtung des Streifs schön blau oder grünlichblau, dagegen bei Benutzung rothen Reizlichtes häufig schön roth (s. u.).

Die Methode gestattet auch, dem Leser eine genügend genaue Vorstellung von den von mir in der Regel benutzten Lichtstärken zu geben: man sieht die geschilderte Erscheinung mit helladaptirtem Auge auf dunklem (nicht schwarzem) Grunde sehr deutlich schon dann, wenn der schmale Papierstreifen aus einem Abstande von etwa 2—3 m von dem Lichte einer gewöhnlichen (hinter dem Kopfe des Beobachters befindlichen) Glühlampe von 25 Kerzen beleuchtet ist.

Der Versuch mit dem langen Papierstreif als Reizlicht ist vor Allem für die Beobachtung des zeitlichen Verlaufes des fovealen Theiles von Phase 3 werthvoll.

Ich habe schon früher gezeigt, dass diese Phase im fovealen Gebiete kurze Zeit später auftritt als im extrafovealen. Es war danach zu vermuthen, dass bei passend gewählter Geschwindigkeit der Bewegung und zweckmässiger Breite des Reizstreifs der foveale Theil des Nachbildstreifs nach hinten ausgebuchtet erscheinen würde. Dies ist (wie ich auf verschiedenen Wegen feststellen konnte) in der That der Fall: sowie der bewegte Papierstreif in unmittelbare Nähe der Fovea gekommen ist, tritt an der entsprechenden

Stelle des bis dahin geradlinig verlaufenden Nachbildstreifs eine unter geeigneten Umständen recht beträchtliche Ausbuchtung nach hinten auf (vgl. Figur 2). Der Nachbildstreif ist, wie ich gleichfalls schon früher beschrieb, hier etwas schmäler, als auf den extrafovealen Theilen. Sowie das foveale Gebiet überschritten ist, gleicht sich die Ausbuchtung aus und das Nachbild erscheint wieder geradlinig.

Wird die Bewegung des Streifs etwas langsamer ausgeführt, so erscheint oft nur die vordere Grenzlinie des Nachbildes nach hinten ausgebuchtet, die hintere aber geradlinig. Helligkeit und Farbe des fovealen Nachbildtheiles unterscheiden sich bei der angegebenen Versuchsanordnung im Allgemeinen wenig oder gar nicht von jenen der extrafovealen Theile; keinenfalls ist der foveale viel gesättigter oder viel dunkler, als der extrafoveale Theil.

Die Beziehungen dieser ausgebuchteten Nachbildpartie zum fovealen Bezirke lassen sich auf verschiedene Weise genauer untersuchen. Von den von mir benutzten Methoden erwähne ich hier nur einige einfachere, die gleichfalls ohne besondere Uebung eine Controle ermöglichen.

Am einfachsten ist es, den fovealen Bezirk durch extrafoveale Nachbilder kenntlich zu machen: auf einer gleichmässig mattweissen Fläche bringe man etwa zwei schwarze Scheibchen von ca. 1 cm Durchmesser so an, dass ihre einander zugewendeten Ränder 35 mm von einander entfernt sind. Fixirt man aus einem Abstande von 1 m ein feinstes Pünktchen in der Mitte zwischen beiden Scheibchen, so entsprechen die inneren Ränder der letzteren ungefähr den Grenzen des stäbchenfreien Gebietes nach den üblichen Maassangaben.

Hat man das Pünktchen etwa 20—30 Secunden lang fest fixirt und richtet nun das Auge auf eine dunkle Fläche, so treten die Nachbilder der schwarzen Scheibchen bald als helle, runde Felder auf, die lange genug sichtbar bleiben, um eine Reihe von Nachbildversuchen mit dem bewegten Papierstreif möglich zu machen; durch wiederholtes Auffrischen der Nachbilder ist man leicht im Stande, genügend grosse Beobachtungsreihen anzustellen.

Es zeigt sich nun sehr schön, dass innerhalb des Bezirkes zwischen den beiden hellen Scheibennachbildern der Nachbildstreif deutlich sichtbar ist und die erwähnte Ausbuchtung zeigt. Indem man bei anderen Versuchen den gegenseitigen Abstand der Scheibchen um ein Weniges vergrössert, kann man sich überzeugen, dass für

den wagerechten Netzhautmeridian die äussersten Grenzen der ausgebuchteten Partie (auf einen Abstand von 1 m projicirt) vielleicht ein wenig mehr als 35 mm, — für meine Augen etwa 35 bis höchstens 45 mm — von einander entfernt sind; sie gehen ganz allmählich in den gerade verlaufenden Theil des Nachbildstreifs über, wodurch eine genauere Maassangabe sehr erschwert wird.

Das Wesentliche und Wichtige dieses Versuches ist der Nachweis, dass 1. ein der Phase 3 entsprechendes foveales Nachbild deutlich sichtbar ist, dass 2. dasselbe in den mittelsten Foveatheilen am spätesten auftritt und dass 3. schon innerhalb des stäbchenfreien Bezirkes selbst, von dessen Mittelpunkte nach der Peripherie hin, eine continuirliche und deutlich nachweisbare Aenderung in der Reactionsgeschwindigkeit wahrnehmbar ist, derart, dass der foveale Nachbildverlauf allmählich in den für die extrafoveale Netzhaut charakteristischen übergeht. Die Methode gestattet, in der Art der Ausbuchtung der Nachbildlinie die Reactionsgeschwindigkeiten der verschiedenen Punkte des fovealen Gebietes gewissermaassen graphisch zu veranschaulichen. Bei bekannter Geschwindigkeit der Bewegung wird es nicht schwer sein, genauere Zeitangaben hierüber zu erhalten.

Bei vielen Beobachtungen benutzte ich, um eine allseitig sichtbare Abgrenzung des fovealen Bezirkes herbeizuführen, statt der Scheibchen einen dunklen Ring von ca. 4 mm Breite und 35 mm lichtem Durchmesser auf weissem Grunde. Nach Fixiren des Kreismittelpunktes während 20—30 Secunden aus 1 m Entfernung sieht man bei Betrachtung einer dunklen Fläche bald einen hellen Ring, dessen innerer Rand ungefähr der Grenze des stäbchenfreien Gebietes entspricht. Bei Bewegung des Papierstreifs über die mittleren Theile des Gesichtsfeldes sieht man den Nachbildstreif sehr deutlich in dem von dem Ringe umschlossenen Gebiete. Mehrere Personen, die in derartigen Untersuchungen wenig oder gar keine Uebung hatten, stellten die fraglichen Beobachtungen ohne Schwierigkeit mit gleichem Ergebnisse an.

Der Geübtere kann den folgenden, etwas schwierigeren Versuch machen: Als Reizlicht benutze man einen nur etwa 1 cm langen, 4—6 mm breiten weissen Streif, den man in einem Abstande von 50 cm vor dem Auge bewegt. (Um den störenden Einfluss der bewegenden

Hand auszuschalten, genügt es, einen weissen Kartonstreif bis auf eine 1 cm lange Strecke zu schwärzen und mit dem geschwärzten Theile in der Hand zu halten, oder aber den Papierstreif an einem feinen, mattschwarzen Drahte zu befestigen.)

Man erzeugt sich nun ein kräftiges Nachbild des vorher erwähnten Ringes und bewegt den kurzen Streif so, dass er immer vollständig innerhalb des hellen Nachbildrings gesehen wird. Am zweckmässigsten fand ich, den Streif etwa an den oberen Rand des hellen Ringes zu bringen, nun quer durch dessen Mitte zum unteren Rande zu führen und hier mit der Bewegung einzuhalten. Dann entfernt man ihn rasch aus dem Beobachtungsgebiete und wiederholt die Bewegung nach genügender Pause in gleicher Weise. Bei diesem Versuche werden also überhaupt nur Zapfen gereizt. Trotzdem und trotz der in Folge der Nothwendigkeit sehr kleiner rascher Bewegungen besonders ungünstigen Versuchsbedingungen sieht man auch jetzt ein vollkommen deutliches Nachbild (= Phase 3), wenn auch, wie nach den vorhergehenden Schilderungen und meinen früheren Beobachtungen zu erwarten war, schmäler als auf den extrafovealen Netzhauttheilen[1]).

Bei anderen Beobachtungen wurden zur Orientirung über den Ort des fovealen Bezirkes die Nachbilder weisser Scheiben oder Ringe von entsprechender Grösse auf dunklem Grunde benutzt, ausserdem die Versuche noch mit verschiedenen anderweitigen Modificationen wiederholt. Die geschilderten Ergebnisse konnte ich so auf mannigfache Weise für meine und andere gesunde Augen bestätigen.

Foveales Fehlen der Phase 3 muss, soweit es nicht auf mangelhafter Beobachtung beruht, als krankhaft bezeichnet werden.

Dass bei hochgradiger Dunkeladaptation und genügend geringer Lichtstärke des Reizlichtes in Folge der langsameren und unvollständigeren Adaptation der fovealen Netzhaut (bei Benutzung kurzwelliger Lichter auch in Folge der macularen Absorption) der foveale Nachbildtheil gelegentlich etwas weniger hell erscheinen kann als der extrafoveale, bedarf nach meinen früheren Ausführungen keiner

1) Bewegt man einen solchen Streif derart durch das Gesichtsfeld, dass auch der foveale Bezirk gereizt wird, so kann hier bei passender Geschwindigkeit der Bewegung die Phase 3 schon in Folge ihres späteren Auftretens etwas Discontinuirliches, Sprunghaftes in ihrer Bewegung zeigen. Bei oberflächlicher Beobachtung mag dadurch ein fovealer Ausfall dieser Phase vorgetäuscht werden.

erneuten Besprechung, ebenso ist selbstverständlich bei so geringer Lichtstärke, bei welcher das Vorbild foveal nicht wahrnehmbar ist, auch das Nachbild foveal nicht sichtbar. Dass aber unter solchen Verhältnissen, wo die Phase 3 deutlich und angenähert gleich lang oder wenig länger wie Phase 1 erscheint, dieses Nachbild auch auf der Fovea zu Stande kommt, ist bei aufmerksamer Beobachtung nach den oben angegebenen Methoden leicht festzustellen.

Der Einfluss der Lichtstärke des Reizlichtes auf die Zeit des Auftretens von Phase 3 ist mit unserer Methode leicht zu untersuchen. Ich benutzte dazu theils Streifen, die in verschiedenen grauen Tönen hergestellt waren und unmittelbar an einander grenzten, theils solche, die einen allmäligen Uebergang vom hellerem zum dunklerem Grau zeigten. Diese letzteren kann man sich nöthigen Falls selbst herstellen, indem man Graphit oder Tusche in passender Weise auf einen schmalen weissen Cartonstreif aufträgt. Besser ist ihre Herstellung auf photographischem Wege. Jeder Glanz auf dem Streif ist sorgfältig zu vermeiden. (Geringe Unterschiede in seiner Färbung kommen nicht störend in Betracht, solange lediglich die zeitlichen Verhältnisse der Nachbildphasen Gegenstand der Untersuchung sind.)

Bei Benutzung derartiger Reizlichter zeigt sich, dass innerhalb der Grenzen der Sichtbarkeit der Phase 3 diese um so später auftritt, je schwächer das Reizlicht ist: bei einem Streifen mit nach einem Ende hin continuirlich abnehmender Lichtstärke erscheint Phase 3 nicht mehr als ein zum Reizstreifen paralleler Streif, sondern unter spitzem Winkel zu ihm geneigt: am hellen Ende des Reizstreifs ist der Nachbildstreif diesem am nächsten und entfernt sich gegen das dunklere Ende immer weiter von ihm, wobei er gleichzeitig an Breite abnimmt.

Zur Beobachtung der Phasen 4, 5 und 6 (welche von mehreren Nachuntersuchern bekanntlich vollständig übersehen wurden) sind die Methoden mit dem langen Streif weniger geeignet als die folgenden.

Bei einer ersten Gruppe von Versuchen richtete ich mein Augenmerk vorwiegend auf das Verhalten der von mir früher geschilderten dunklen Phase 4, die dem eben besprochenen hellen Nachbilde folgt und eine wesentlich längere Dauer hat als dieses.

Ich hatte bei meinen früheren Untersuchungen mit Reizlichtern auf nahezu lichtlosem Grunde nicht mit Bestimmtheit anzugeben vermocht, ob diese dunkle Strecke dunkler sei, als die seitliche

Umgebung. Um zu ermitteln, ob das Sehorgan sich während der Dauer dieser Phase im Ruhezustande befinde (was aus verschiedenen Gründen sehr unwahrscheinlich war), benutzte ich die (in der Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 27 von mir beschriebene) Methode der Reizung mittels unterbrochener Lichtlinie. Entsprechend der Stelle der Unterbrechung zeigte sich während der Dauer der Phase 4 ein heller Streif von ansehnlicher Länge. Damit war der Beweis erbracht, dass die entsprechenden Partien des Sehorgans während der Dauer dieser Phase sich nicht im Zustande der Ruhe befinden, sondern in einem Erregungszustande, welcher bezüglich der Helligkeit dem der Phase 3 und 5 entsprechenden entgegengesetzt ist.

Danach war zu vermuthen, dass es bei Benutzung eines nicht zu dunklen Grundes möglich sein würde, die Phasen 2 und 4 deutlich dunkler zu sehen als die seitliche Umgebung. Diese Vermuthung wird durch den Versuch bestätigt und damit ein neuer Beweis für die Richtigkeit jener Auffassung erbracht.

Zu den früheren Untersuchungen mit bewegter Lichtquelle hat man (so weit nicht der oben geschilderte Lichtstreif in Betracht kam) fast ausschliesslich ein kreisförmig begrenztes Reizlicht benutzt. So lange nur die Beobachtung der auf einander folgenden Phasen des Erregungsvorganges in Betracht kommt, kann dieses Verfahren genügen. Für zahlreiche feinere Beobachtungen ist es aber unzweckmässig, hauptsächlich desshalb, weil hier bei Bewegung der Lichtquelle die einzelnen Netzhautpartien sehr verschieden lange gereizt werden: die mittleren am längsten, die ihnen beiderseits angrenzenden in dem Maasse kürzer, als sie weiter von der Mitte entfernt sind, die dem Rande des Reizlichtes entsprechenden Theile nur äusserst kurz. Es ist begreiflich, dass dadurch für die Beobachtung des Ablaufes der Erregung die Verhältnisse sehr viel complicirter liegen, als wenn die benutzten Netzhautpartien alle gleichzeitig und gleich lange gereizt werden. Aus diesem Grunde habe ich zu meinen neuen Beobachtungen ausschliesslich rechteckig begrenzte Reizlichter benutzt; die Bewegungsrichtung war immer einer Seite des Rechteckes (angenähert) parallel. In der That lassen sich damit verschiedene Erscheinungen wahrnehmen, die mit jenen früheren Methoden nicht sichtbar sind.

Zunächst ist bei Benutzung eines Grundes von passender Helligkeit mit grösster Deutlichkeit zu sehen, dass die den Phasen 2 und 4

entsprechenden Stücke der Nachbildstrecke beträchtlich dunkler sind, als die seitliche Umgebung; Phase 2 ist wieder deutlich dunkler als Phase 4. Ich sehe dies z. B. sehr gut, wenn ich als Grund, über dem die Bewegung erfolgt, die mattschwarze Wand meines Dunkelzimmers benutze, die aus einem Abstande von ca. 6—8 m von einer 25kerzigen Mattglasglühlampe beleuchtet ist. Auch bei Benutzung eines dunkelbraunen, von einer 4 m entfernten Lampe belichteten Grundes oder einer genügend schwach belichteten weissen Wand ist die Erscheinung sehr deutlich. (Wird der Grund allmählich heller gemacht, so ist bald eine obere Grenze für die Beobachtung durch das Unsichtbarwerden von Phase 3 gegeben).

Sehr auffällig und schön ist dabei zu sehen, dass die seitliche Begrenzung des dunklen Streifs in dem der Phase 4 entsprechenden Theile zunächst eine verhältnissmässig grosse Helligkeit zeigt, die sich allmählich in das gleichmässige Dunkelgrau der weiteren Umgebung verliert.

Diese letztere Erscheinung tritt bei Phase 6 wieder in grosser Deutlichkeit hervor; auch bei Phase 2 ist sie wohl vorhanden, aber wegen der sehr kurzen Dauer derselben nicht ganz so leicht zu sehen. Entsprechend den hellen Phasen 1, 3 und 5 ist die seitliche Begrenzung des Nachbildstreifs sicher nicht heller, für Phase 1 und 5 sogar deutlich dunkler, als der übrige dunkelgraue Grund. (Wohl auch für Phase 3, doch ist hier die Beobachtung durch die kurze Dauer dieser Phase sehr erschwert.)

Auch der früher von mir beschriebene, auf Simultancontrast beruhende helle Nachbildstreif während der Dauer der Phase 4 (s. oben) ist mit der Streifenmethode sehr schön sichtbar zu machen; es genügt dazu, den langen weissen Papierstreif an einer oder mehreren Stellen in ganzer Breite und je auf einer Strecke von etwa 2—5 mm zu schwärzen.

Bei Bewegung des Streifs sind während der Dauer der Phase 4 an den den schwarzen Partien entsprechenden Stellen des Nachbildes helle Streifen von beträchtlicher Länge sichtbar.

Das foveale Auftreten der Phase 4 lässt sich besonders leicht mit der vorher geschilderten Methode untersuchen, bei welcher das stäbchenfreie Gebiet durch Erzeugung eines seinen Grenzen entsprechenden hellen Nachbildringes erkennbar gemacht ist: Legt man die Bahn eines etwa 1 cm langen, 4 mm breiten weissen Streifs, der in 50 cm Abstand vor dem Auge vorüberbewegt wird, durch

Um[illegible]
Dau[illegible]
Gru[illegible]
f. [illegible]
Me[illegible]
der [illegible]
Pla[illegible]
Be[illegible]
wa[illegible]
be[illegible]
de[illegible]
ge[illegible]

[illegible] mann
[illegible] der
[illegible] Partie
[illegible] immer
[illegible]

lichtes überhaupt sichtbar zu machen, für welche der ganze Effect der Reizung nur $^1/_8$ Secunde oder noch weniger dauert.

Mittels des Ringnachbildes überzeugt man sich leicht, dass auch diese Phasen foveal deutlich sichtbar sind.

Die bisher besprochenen Erscheinungen beziehen sich im Allgemeinen auf farbloses oder angenähert farbloses Reizlicht.

Die Erscheinungen bei farbigem Reizlichte lassen sich mit unserer Methode gleichfalls leicht untersuchen; ich bediente mich unter Anderem der folgenden Versuchsanordnungen:

1. Es wurden zur Reizung 4—6 mm breite Streifen gesättigt farbigen Papiers benutzt, die, in passendem Abstande vom Tageslichte beleuchtet, vor der dunklen Wand des Dunkelzimmers vorübergeführt wurden.

2. Ein weisser Papierstreif wurde von einer gesättigt farbigen Lichtquelle belichtet; als solche diente vielfach eine gewöhnliche Glühlampe, vor der in geeigneter Weise gefärbte Gläser angebracht werden konnten. Sehr zweckmässig fand ich auch die Belichtung des weissen Streifs mittels eines 28 cm breiten, 56 cm hohen, mit gesättigt farbigem Glase versehenen Ausschnittes in dem Laden meines Beobachtungszimmers (ich benutzte dazu die bekannte Einrichtung des Hering'schen Fensters); die zweckmässigste Lichtstärke konnte leicht durch Aendern des Abstandes vom Fenster erhalten werden.

3. Weiter benutzte ich vielfach zur Färbung des weissen, vom Tageslichte belichteten Streifens farbige Gläser, die ich vor das beobachtende Auge hielt; sehr gute Dienste leisteten mir hierbei die farbigen Glaskeile, die von der Firma Zeiss in den Handel gebracht werden und durch leichtes Verschieben vor dem Auge Lichtstärke und Sättigung innerhalb ziemlich weiter Grenzen zu variiren gestatten.

Als Grund, vor dem der Streif bewegt wurde, diente meist die mattschwarze Wand des Dunkelzimmers, für gewisse Beobachtungen eine genügend schwach mit farblosem oder farbigem Lichte erhellte weisse Wand.

Für diese Versuche mit farbiger Lichtquelle (die hier nur ganz kurz erwähnt werden sollen), ist zu berücksichtigen, dass bei ihnen das Auge mehr oder weniger stark für farbiges Licht ermüdet ist, und dass auch der Grund, über den der Streif bewegt wird, nicht

ganz farblos ist. Ein Gleiches gilt, wenn auch in weniger hohem Maasse, für die Untersuchung bei Tageslicht, das ja bekanntlich fast immer mehr oder weniger ausgesprochen gefärbt ist. Diese Umstände, insbesondere die chromatische Adaptation, können auf die Färbung der verschiedenen Nachbildphasen von wesentlichem Einflusse sein.

Bei meinen früheren Untersuchungen war zur Reizung ein farbiger Fleck oder Streif auf angenähert lichtlosem Grunde im Dunkelzimmer benutzt worden, das Auge also angenähert chromatisch neutral gestimmt. Für diese Versuchsbedingungen fand ich in der Regel Phase 3 zum Reizlichte gegenfarbig, Phase 5 dagegen in gleicher Farbe wie letzteres, sofern dieses genügend gesättigt war; bei ungesättigter Färbung des Reizlichtes erschien Phase 5 angenähert farblos. In den dunklen Phasen 2, 4 und 6 konnte ich eine Färbung nicht nachweisen; dagegen zeigte das während der Dauer der Phasen 2 und 4 nach der oben geschilderten Methode hervorgerufene, auf Simultancontrast beruhende Nachbild für Phase 2 eine mit dem Reizlichte übereinstimmende Färbung, für Phase 4 eine zu ihm gegenfarbige.

Dass diese Regeln aber keineswegs allgemein gelten, habe ich schon früher gezeigt und insbesondere hervorgehoben, dass bei Benutzung gesättigt rothen Reizlichtes Phase 3 gleichfalls r o t h gesehen werden kann.

Auch diese Thatsachen lassen sich mit unserer einfachen Methode leicht controliren. Benutzt man zur Reizung etwa einen schmalen Streifen leicht gelblich rothen Papiers, so erscheint Phase 3 in einem leicht bläulich rothen Tone. Dass sie zeitlich wirklich mit der Phase 3 bei andersfarbigem Reizlichte übereinstimmt, zeigt unter Anderem der folgende Versuch: Man benutze zur Reizung einen schmalen Streif, der etwa zur einen Hälfte aus hellgrauem, zur anderen aus dem rothen Papiere besteht und der von angenähert farblosem Lichte beleuchtet wird. Phase 3 erscheint dann entsprechend der farblosen Hälfte hellgrau, entsprechend der rothen roth; der rothe Nachbildstreif ist etwas schmäler als der hellgraue und seine vordere Grenzlinie eine Spur weiter vom Reizstreif entfernt als die des farblosen. Dies entspricht der Thatsache, dass die weisse Valenz des rothen Reizlichtes verhältnissmässig sehr klein ist gegenüber jener des hellgrauen: Bei stark herabgesetzter Beleuchtung erscheint die graue Hälfte des zur Reizung benutzten

Streifs sehr hell, fast weiss, die rothe dagegen dunkelgrau. Nimmt man statt des hellgrauen einen dunkelgrauen Reizstreif von genügend geringer Helligkeit, so treten die Nachbildstreifen für die dunkelgraue und die rothe Streifenhälfte gleichzeitig auf und unterscheiden sich nur durch die Färbung von einander (s. Fig. 3).

Eine dem Reizlichte ähnlich gefärbte Phase 3 kann man übrigens auch bei anderem als rothem Reizlichte beobachten: In einem von einer 25 kerzigen Mattglasglühlampe beleuchteten Dunkelzimmer erhielt ich von einem gesättigt blauen Papierstreif eine deutlich blaue Phase 3; dagegen war bei Bewegung eines durch ein sehr gesättigt blaues Glas gesehenen blauen Papierstreifs Phase 3 gelb. Die Erklärung für diese Verschiedenheit ist (neben der nicht ganz gleichen Färbung des Reizlichtes) wesentlich in der oben erwähnten Verschiedenheit der chromatischen Stimmung des Sehorgans in beiden Fällen zu suchen. Die einschlägigen Verhältnisse werden bei anderer Gelegenheit eingehender zu erörtern sein.

Dass für Farbenblinde bei Beurtheilung dieser farbigen Nachbilder sich eine gewisse Vorsicht empfiehlt, könnte überflüssig erscheinen zu erwähnen, wenn nicht kürzlich ein Rothgrünblinder die Existenz eben dieses rothen Nachbildes eines rothen Reizlichtes ganz ernsthaft für das gesunde Auge in Abrede gestellt hätte.

Auch den viel erörterten Einfluss hochgradiger Dunkeladaptation auf die Sichtbarkeit von Phase 3 untersuchte ich abermals mit der neuen Methode.

Mit einem Streif von passend abgestufter Helligkeit konnte ich nachweisen, dass auch nach mehrstündigem vollständigem Lichtabschlusse die Phase 3 nicht wegfällt, sondern im Wesentlichen in gleicher Weise auftritt wie im helladaptirten Auge, sofern der gesteigerten Erregbarkeit des Sehorgans Rechnung getragen wird (was man bei diesbezüglichen Beobachtungen oft ausser Acht gelassen hat). Auch wenn ich nach mehrstündiger Nachtruhe im völlig verdunkelten Raume erwache und nun mit dem nur während der Bewegung belichteten Streif in passendem Abstande von der Lichtquelle experimentire, ist die Phase 3 deutlich sichtbar (bei Anwendung farbigen Reizlichtes natürlich viel weniger gesättigt als für das helladaptirte Auge). Der adaptative Ausfall der Phase 3, der bekanntlich als besonders wichtige neue Thatsache beschrieben worden ist, muss somit auf mangelhafte Beobachtung zurückgeführt werden, sofern er nicht etwa in krankhaften Veränderungen seinen Grund hat.

Nachdem mit den geschilderten Methoden der Nachweis gelungen ist, dass die Nachbildphasen 2, 4 und 6 deutlich dunkler erscheinen

als der dunkelgraue Grund, auf dem sie gesehen werden, ist vielleicht der Versuch einer graphischen Darstellung des Nachbildverlaufes nach kurzdauernder Reizung mit **farblosem** Lichte gestattet. Freilich kann eine solche Wiedergabe nur sehr bedingten Werth haben; denn sie gilt immer nur für die jeweiligen Voraussetzungen hinsichtlich der Lichtstärke und Grösse des Reizlichtes, der Dauer der Reizung und der Stimmung des Sehorgans. Aber selbst dann wird ein solches Diagramm nicht viel mehr sein können als eine ziemlich grob schematische Wiedergabe des unter den gegebenen Verhältnissen eindringlichsten Theiles der Erscheinungen; mit Verfeinerung der Beobachtungsmethoden werden sich diese Erscheinungen wohl noch weiter auflösen und dementsprechend zutreffender wiedergeben lassen, als es heute möglich ist. Trotz aller dieser Bedenken scheint es mir nicht überflüssig, das besonders Characteristische und Eindringliche im Nachbildverlaufe durch ein solches Schema zu veranschaulichen. Man nahm früher bekanntlich an, dass nach Aufhören des Reizes die Erregungsstärke anfangs sehr schnell, dann immer langsamer heruntersinke und hat dies durch eine Curve ausgedrückt, die der Abscissenachse ihre Convexität zukehrt. An Stelle dieser Auffassung (deren Unhaltbarkeit bereits in meiner ersten hierauf bezüglichen Abhandlung nachgewiesen wurde) ergibt sich jetzt Folgendes: Trägt man in einem Coordinatensystem auf der Abscissenachse die Zeiten derart ein, dass je 1 cm einer Secunde entspricht, als Ordinaten die Helligkeiten, in welchen etwa die verschiedenen Phasen gesehen werden, verglichen mit der Helligkeit des Grundes, so erhält man für die obigen Versuchsbedingungen ungefähr ein Diagramm von nebenstehendem Typus (Fig. 1). Es bringt einigermaassen den zeitlichen Verlauf der verschiedenen Phasen sowie die

Fig. 1.

Thatsachen zum Ausdrucke, dass Phase 1, 3 und 5 heller als der Grund erscheinen, Phase 3 beträchtlich weniger hell als Phase 1 und viel heller als Phase 5; ferner, dass Phase 2, 4 und 6 deutlich dunkler erscheinen als der Grund, Phase 2 dunkler als Phase 4. Dass bezüglich der relativen Höhe der Ordinaten der einzelnen Curventheile es sich selbstverständlich nur um ganz ungefähre, auf irgend welche Genauigkeit nicht Anspruch machende Schätzung handeln kann, braucht nicht betont zu werden. Sieht man davon ab, so gibt das Diagramm lediglich die Thatsachen wieder, besteht also unabhängig von jeder Theorie zu Recht.

Wollte man etwa die zeitlichen Verhältnisse viel genauer verzeichnen, so müsste für die Darstellung des fovealen Abklingens der zweite Curvengipfel nach dem oben Gesagten ein wenig weiter vom ersten entfernt und etwas kürzer sein, als für die des extrafovealen. Der Typus des Abklingens aber, insbesondere das Vorhandensein von drei hellen und drei dunklen Phasen, ist für den nur Zapfen enthaltenden Bezirk ganz der gleiche wie für den auch Stäbchen haltenden.

(Hinsichtlich der Erklärung der Farbe von Phase 3 und 5 im Allgemeinen, und insbesondere der rothen Färbung von Phase 3 bei rothem Reizlichte aus der Theorie der Gegenfarben verweise ich auf meine früheren Abhandlungen.)

Es ist vielleicht nicht überflüssig, zu betonen, dass ich die hier geschilderten Erscheinungen nicht etwa lediglich mit den hier besprochenen Methoden untersucht habe: Das einschlägige Gebiet wurde vielmehr auch neuerdings wieder von mir mit verschiedenen neuen Vorrichtungen untersucht, bei welchen Lichtstärke und Sättigung der Reizlichter sowie ihre Bewegungsgeschwindigkeit innerhalb weiter Grenzen beliebig variirt werden konnten und insbesondere auch Vergleichungen zwischen verschieden lichtstarken und verschieden farbigen Reizlichtern in beträchtlichem Umfange möglich waren; ich behalte mir vor, hierüber bei anderer Gelegenheit eingehender zu berichten. Mit den vorliegenden Zeilen verfolgte ich wesentlich den Zweck, zu zeigen, dass auch der in solchen Untersuchungen Ungeübte sich von der Richtigkeit der mitgetheilten Beobachtungen ohne besondere Hülfsmittel — lediglich mit einem Papierstreif — leicht überzeugen kann.

Dass die Dreifasertheorie sowohl in ihrer älteren Fassung wie in ihren jüngeren Modificationen vollkommen ausser Stande ist, die

hier zusammengestellten Thatsachen zu erklären, bedarf nach dem Gesagten wohl nicht mehr eines besonderen Nachweises.

Tafelerklärung.

Auf Tafel I habe ich den Versuch gemacht, einen Theil der im Vorstehenden geschilderten Erscheinungen wiederzugeben. Wenn ich auch wohl weiss, dass es kaum möglich ist, diese flüchtigen Phänomene ganz naturgetreu abzubilden, so schien uns doch eine Wiedergabe des charakteristischen Theiles der Erscheinungen zur Erleichterung des Verständnisses und der Nachuntersuchung wünschenswerth, um so mehr, als einige frühere Abbildungen vielfach unrichtige Vorstellungen von den Thatsachen geben. Ich habe den Künstler, Herrn W. Freytag, nur auf die hauptsächlichsten Punkte aufmerksam gemacht und ihn im Uebrigen die Zeichnung nach seinen eigenen Beobachtungen anfertigen lassen. (Auf gewisse Besonderheiten, welche für die uns hier zunächst interessirenden Fragen weniger in Betracht kommen, ist nicht Rücksicht genommen worden, so z. B. auf die Tonänderungen, die man bei geeigneter Versuchsanordnung an den einzelnen Theilen der Phase 1 selbst wahrnehmen kann, und auf eigenthümliche Formänderungen, welche Phase 3 unter Umständen zeigt.)

Fig. 1 gibt eine Uebersicht über die sechs Nachbildphasen nach Reizung des Sehorgans mit dem vor einer dunkeln Fläche mässig schnell bewegten kurzen weissen Papierstreif, der aus etwa 1 bis 2 m Entfernung von dem Lichte einer 25 kerzigen Mattglasglühlampe beleuchtet ist. Die Phasen 5 u. 6 sind (mit Rücksicht auf den verfügbaren Raum) im Verhältnisse zu den ersten Phasen viel zu kurz gezeichnet. Bei richtigem Verhältnisse müsste jede von beiden mehr als fünf Mal so lang gezeichnet sein als hier (vgl. S. 10).

Fig. 2 zeigt das Verhalten von Phase 3 auf der Fovea bei Bewegung eines langen, schmalen, von einer Mattglasglühlampe beleuchteten Papierstreifs über den fovealen Theil des Gesichtsfeldes: der foveale Abschnitt des Nachbildstreifs ist nach hinten ausgebuchtet und schmäler als der extrafoveale (vgl. S. 4). (Es sind nur die vier ersten Phasen, und von diesen nur die mittleren Abschnitte abgebildet.)

Fig. 3 zeigt das Verhalten von Phase 3 bei Reizung mit einem schmalen, zur einen Hälfte rothen, zur anderen Hälfte grauen, von Tageslicht beleuchteten Papierstreif (vgl. S. 12).

Fig. 1.

Ph. 1.

Ph. 2.

Ph. 3.

Ph. 4.

Ph. 5.

Ph. 6.

Fig. 2.



Fig. 3.



(Physiologisches Laboratorium in Bonn.)

Ueber die Darstellung des Glykogens nach Victor Hensen.

Von

E. Pflüger.

Zur Beurtheilung gewisser Fragen ist es nothwendig, zu wissen, ob es möglich ist, mit Hülfe der Methode von Victor Hensen chemisch reines Glykogen darzustellen. Da noch Niemand eine Nachprüfung der 1857 veröffentlichten Methode[1]) vorgenommen hat, musste ich sie ausführen, wobei ich mich genau an die von V. Hensen gegebenen Vorschriften hielt.

Ein kräftiges Kaninchen wurde drei Tage reichlichst ernährt und dann getödtet. Die Leber wog 140 g; sie wurde in Brei verwandelt und mit 750 ccm Wasser 24 Stunden im Wasserbad erhitzt. Dann durch Glaswolle filtrirt, in Glasschale auf dem Wasserbad auf ungefähr ³/₄ eingeengt, wobei sich eine Haut gebildet hatte. Abermals durch Glaswolle filtrirt. Nach Abkühlung mit Essigsäure gefällt. Allmählich setzt sich ein Niederschlag ab. Das Filtrat gibt mit Essigsäure keinen Niederschlag mehr und wird mit 2 Volumina Alkohol von 96 % Tr. gefällt; dann filtrire ich ab durch Papier und wasche mit 66 %igem Alkohol, der ClNa enthält. — Dann wird die Fällung vom Filter genommen, wieder in Wasser gelöst und nochmals mit 2 Volumina Alkohol von 96 % gefällt. Nach 24 Stunden wird filtrirt, die Fällung mit 66 %igem ClNa-haltigem Alkohol gründlich gewaschen, vom Filter genommen und in Wasser gelöst. Es ist eine intensiv weisse, fast undurchsichtige Flüssigkeit, wenn sie in einem grösseren Becherglase betrachtet wird. Beim Zusatz von Salzsäure und Kaliumquecksilberjodid findet keine Ausscheidung von Flocken statt, wohl aber stärkere Trübung. Beim Stehen senkt sich allmählich ein gelblich-weisser Niederschlag und bildet einen Boden-

---

1) Victor Hensen, Virchow's Archiv Bd. 11 S. 395. (1857.)

satz. Es ist der Körper, welcher bei Anwendung des Brücke'schen Reagens die milchige Trübung veranlasst. Denn bei vorsichtigem Zusatz von Alkohol löst sich derselbe auf.

Die Methode führt also grundsätzlich zu einem zwar nicht stark, aber doch unzweifelhaft verunreinigten Glykogen. Der Grad der Verunreinigung wird natürlich von der Menge des gefällten Glykogens abhängen. Die Methode von Claude Bernard hingegen konnte August Kekule benutzen, um die elementare Zusammensetzung des Glykogens festzustellen.

Ueber den Glykogengehalt der fötalen Leber.

Von

E. Pflüger.

Claude Bernard[1]) gelangte durch die Untersuchung der Organe der Embryonen zu der Ansicht, dass in der ersten Hälfte des fötalen Lebens die Leber kein Glykogen enthalte, obwohl andere Organe, z. B. die Muskeln, Lungen u. s. w., beträchtliche Mengen beherbergen. Dietrich Barfurth[2]) hat in einer ausgedehnten Untersuchung die Angaben Claude Bernard's durchaus bestätigt.

Claude Bernard suchte das Glykogen mit siedendem Wasser den Organen zu entziehen, und ebenso verfuhr Dietrich Barfurth. Wir wissen nun heute, dass dieses Verfahren so unsicher ist, dass sehr grosse Glykogenmengen nach scheinbar vollendeter Wasserextraction in dem Organe zurückbleiben.

Ich habe desshalb die Frage nochmals mit meiner neuen Methode[3]) geprüft, bei welcher das Organ mit starker Kalilauge gelöst und das Glykogen mit Alkohol gefällt und nach Reinigung invertirt wird. Ich untersuchte Embryonen aus der ersten Hälfte des Fötallebens, und zwar Kälbchen, Lämmchen und Schweinchen.

Das Ergebniss war, dass allerdings die Leber meist arm an Glykogen ist, das ich aber niemals vermisst habe.

I. Zwei Schäfchen von je 27 cm Länge (gemessen von Schnauzenspitze bis Schwanzwurzel) im zweiten Monat des fötalen Lebens, welches fünf Monate dauert, lieferten zwei Lebern, welche zusammen 52,3 g wogen und verarbeitet wurden. Sie lieferten aus Glykogen

0,448 g Zucker.

Also enthielten diese Lebern

0,79 % Glykogen.

II. Zwei Kälbchen von 45 cm Länge im vierten Monat des Fötallebens, welches im Ganzen neun Monate dauert, lieferten zwei

1) Claude Bernard, Journal de la Physiologie t. 2 p. 335. (1859).

2) Dietrich Barfurth, Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 25 S. 259. (1885.)

3) E. Pflüger, Pflüger's Archiv Bd. 93 S. 163. (1902.)

Lebern von 263,3 g Gewicht, welche verarbeitet wurden und 0,312 g Zucker aus Glykogen ergaben. Also enthielten die Lebern

0,103 % Glykogen.

III. Ein Kälbchen von 46 cm Länge, von $3^1/_2$ Monat, hat eine Leber von 120 g und liefert so viel Glykogen, dass der qualitative Nachweis durch die Jodreaction und das aus der Allihn'schen Lösung ausgeschiedene Kupferoxyl gesichert ist.

IV. Ein Kälbchen von 40 cm Länge, $2^1/_2$ Monat alt; die Leber wog 90 g und lieferte eine Menge von Zucker aus Glykogen, die den qualitativen Nachweis sicherstellte.

V. Sechs Schweineföten von zwei Monat. Die Dauer der Trächtigkeit beträgt $3^3/_4$ Monat. Die Lebern wogen zusammen 62,3 g und lieferten so wenig Glykogen, dass nur die Jodreaction mit Sicherheit angestellt werden konnte.

Bei allen Versuchen, deren ich mehr angestellt habe, als ich hier mittheile, wurde die Jodreaction stets so angestellt: Zwei gleiche Mengen einer stark weingelben Jodlösung werden in zwei gleichweite Reagensgläser gegossen und die Glykogenlösung nach schwachem Ansäuern mit Essigsäure in das eine Reagensglas gefüllt, während in das andere Controlglas ebensoviel Wasser kommt. Nach Mischung stellt man beide Gläser auf weisses Papier, wenn man im Zweifel ist.

Darauf erhitzt man das Reagensglas, welches das Glykogen enthält und überzeugt sich, dass die braune Farbe verschwindet und beim Abkühlen wieder erscheint.

Während also der Nachweis der Glykogens in der Leber oft sich auf diese qualitativen Proben beschränken muss, ist in den Muskeln eine reichliche Menge von Glykogen vorhanden.

Man muss daraus aber nicht den Schluss ziehen, dass die Leber in der früheren Embryonalzeit sich wesentlich anders als in der Zeit nach der Geburt verhielte, und zwar aus folgendem Grunde.

Wenn ich mir ganz frische, noch lebenswarme Kalbslebern von Thieren verschaffte, welche zwei bis drei Wochen nach der Geburt alt waren, so enthielten diese öfters nur Spuren von Glykogen. Ich war desshalb gezwungen, mir ein Kalb zu erstehen, um es drei Tage lang reichlich zu füttern. Das Thier erhielt täglich zehn Liter Milch. Die Leber dieses Kalbes war nun sehr reich an Glykogen. Wie ich ermittelt habe, kaufen die Schlächter das Vieh nicht unmittelbar von dem Züchter, sondern von einem Händler, so dass in dieser

Uebergangszeit vor dem Schlachten die Fütterung, die ja sehr kostspielig ist, öfters sehr viel zu wünschen übrig lässt.

Darum findet man ähnliche Verhältnisse auch bei den ausgewachsenen Schlachtthieren. So ist die aus dem Schlachthaus bezogene Leber des Pferdes regelmässig äusserst arm an Glykogen, während die Muskeln daran sehr reich sind.

Nach diesen und anderen hier nicht näher zu behandelnden Erfahrungen habe ich mir die Ansicht gebildet, dass die Leber eine grosse Vorrathskammer ist, aus der in Zeiten des Mangels Kohlehydrate abgegeben werden an die Organe, die dieselben nöthig gebrauchen. Die Leber liefert dabei so uneigennützig Glykogen ab, dass zu gewissen Zeiten, d. h. wenn die Nahrungsentziehung noch nicht zu lange gedauert hat, in der Leber Spuren, in den Muskeln reiche Mengen von Glykogen enthalten sind. Das ist der Grund, wesshalb ich für meine methodologischen Untersuchungen über Glykogenanalyse nicht die Leber, sondern die Muskeln des Pferdes wählte.

Wenn ich also in den Lebern der Kälber nach der Geburt, ja, sogar in der Leber des Pferdes und Ochsens oft genug nur Spuren von Glykogen finde, obwohl in den Muskeln Glykogen in erheblicher Menge enthalten ist, so ist es klar, dass dieselben Verhältnisse, wenn sie bei Embryonen vorkommen, wahrscheinlich auch ihren Grund in dem Nahrungsmangel des mütterlichen Organismus finden.

Diese Versuche und Erörterungen sollen darthun, dass schon in der ersten Hälfte des embryonalen Lebens die Leber Glykogen enthält. Ob für die frühesten Zeiten der Embryonalentwicklung Claude Bernard's Angabe ihre Berechtigung hat, könnte nur entschieden werden, wenn eine etwa im zweiten Monate trächtige Kuh geschlachtet wird, nachdem sie reichlichst gefüttert worden ist und wenn die Leber des Fötus trotzdem kein Glykogen enthalten würde.

Endlich sei mir noch die Bemerkung gestattet, dass die Bestimmung des Glykogens in der Leber der Embryonen nach meiner Methode[1]) auf Schwierigkeiten stiess, denen auch andere Arbeiter in meinem Laboratorium begegneten, wenn es sich um sehr fettreiche Organe handelte. Beim Zerkochen mit Kalilauge bildet sich eine so grosse Masse von Seife, dass die Flüssigkeit beim Erkalten zu einer Gallerte gesteht, die natürlich die Filtration unmöglich macht.

---

1) E. Pflüger, Pflüger's Archiv Bd. 93 S. 163. (1902.)

Man kann nun allerdings durch sofortigen Zusatz von Alkohol die Filtrirbarkeit herstellen und die Analyse zu Ende führen. Es ist aber zweckmässiger, wie es Pavy vorgeschlagen hat, das zerkleinerte gewogene fettreiche Organ mit mehreren Volumina Alkohol auszuziehen, indem man mehrere Tage stehen lässt; dann die Extraction mit einem Gemenge von gleichen Volumina Aether und Alkohol zu wiederholen; dann wird abfiltrirt, Alkohol und Aether abgedunstet und nach dieser Vorbereitung das Zerkochen mit Kalilauge begonnen.

Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen.

Von

Wolfgang Ostwald.

(Mit 9 Textfiguren.)

Erste Abhandlung.

I. Zur physikalischen Analyse der activen Schwimmbewegungen.
II. Zur Theorie
A. des Thermotropismus, — B. des Geotropismus.

Insbesondere durch die glänzenden Arbeiten J. Loeb's sind wir mit einer Gruppe thierischer Geschehnisse bekannt geworden, welche wir nach dem Vorgange dieses Forschers wegen ihrer vollständigen Analogie mit gewissen pflanzlichen Vorgängen als thierische „Tropismen“ zu bezeichnen pflegen. Diese Tropismen bestehen in Bewegungserscheinungen, deren Charakteristicum das Vorhandensein einer constanten Richtung ist, aus welchem Grunde sie z. B. Pfeffer auch einfach „Richtungsbewegungen“ nennt. Es ist nun zu betonen, dass bei der Aufstellung dieser Begriffe der Tropismen wie bei einer jeden richtigen, d. h. wissenschaftlich-zweckmässigen Begriffsbildung nichts weiter als eine Zusammenfassung gewisser Erscheinungen, wie eine solche eben in Folge des Nachweises gewisser Regelmässigkeiten, Uebereinstimmungen erst möglich wird, vorgenommen wurde. Und zwar waren hier die nöthigen Regelmässigkeiten in der Constanz der Richtung der Bewegungen gegeben. Wer aber mit Mach, den neueren Naturphilosophen und einer immer grösser werdenden Zahl anderer Forscher in Bezug auf das Wesen der Wissenschaften übereinstimmt, wird auch hierin den wissenschaftlichen, oder wie man gern zu sagen pflegt, den „causalen“ Gewinn anerkennen, im Gegensatz zu solchen Autoren, welche sich nicht klar machen, dass hier nicht nur eine Namengebung,

sondern eine wissenschaftliche, d. h. zusammenfassend beschreibende Arbeit vorliegt. Wie es nun das Schicksal, aber auch das erstrebenswerthe Ziel eines jeden wirklich wissenschaftlichen Begriffes ist, entweder an Thatsachen bereichert oder aber (und gewöhnlich gleichzeitig mit dem ersteren Geschehniss) theilweise oder ganz unter höhere, allgemeinere Begriffe aufgelöst zu werden, so hat diese Zukunft speciell der thierischen Tropismen auch ihrem Begründer J. Loeb immer vor Augen gelegen. Dies zeigt z. B. schon der allgemeine Ausspruch dieses Forschers, dass er „das Ziel der Physiologie in einer Energetik der Lebenserscheinungen sähe“. Durch einige physikalisch-chemische Ueberlegungen, speciell über die Schwebebedingungen des Planktons im Wasser, sehe ich mich nun veranlasst, eine derartige Analyse einzelner Theile einiger Tropismen zu unternehmen, welche also die Absicht hat, diese als tropisch bezeichneten Geschehnisse als Consequenzen einfacherer physikalisch-chemischer Verhältnisse zu deuten.

Zunächst ist zu bemerken, dass die folgenden Ueberlegungen sich sämmtlich auf Bewegungen im Wasser beziehen. Von solchen Organismen aber sind neben den Protisten insbesondere Organismen des Planktons auf ihre tropischen Eigenschaften hin untersucht, so dass sich auf diese thierischen Formen speciell die folgenden Ausführungen erstrecken werden. Ferner habe ich hinzuzufügen, dass es sich in dieser Abhandlung fast nur um theoretische Darlegungen handeln wird. Es wird aber nicht unnütz sein, auch hier zu betonen, dass derartige theoretische Auseinandersetzungen im Gegensatz zu hypothetischen Gedanken vollständig prüfbar und zwar hier fast überall und ohne Weiteres durch das Experiment prüfbar sind[1]). Aus Mangel an Zeit und vielleicht auch an guter Gelegenheit muss ich diese letztere Prüfung einstweilen verschieben; selbstverständlich aber kann mir nichts erwünschter sein, als wenn andere Forscher unter günstigeren Umständen dieselbe von ihren Gesichtspunkten aus unternehmen.

Bevor wir zur Besprechung gewisser tropischer Erscheinungen selbst übergehen, haben wir noch einiges Allgemeine über die Bewegungen im Wasser derartiger niederer Thiere, wie es Protisten und Planktonorganismen sind, überhaupt festzustellen. Zunächst

---

1) Vgl. Wo. Ostwald, Ueber die Bildung wissenschaftlicher Begriffe. Annalen der Naturphilosophie Bd. 1. 1902.

müssen wir da unterscheiden zwischen passiven und activen Bewegungen. Die ersteren werden verursacht durch ein grösseres specifisches Gewicht der Organismen, durch Wind und Wellen, Strömungen u. s. w., aber auch noch durch gewisse andere gleichfalls physikalische resp. physikalisch-chemische Verhältnisse, welche bisher noch nicht berücksichtigt worden sind; die activen Bewegungen in allen für uns in Betracht kommenden Fällen durch Muskelkraft. Was nun die tropischen Bewegungen speciell anbetrifft, so sind diese per definitionem active, d. h. durch Muskelkraft hervorgebrachte. Weiterhin haben wir dann der verschiedenen räumlichen Richtung der Bewegungen entsprechend zu unterscheiden zwischen Vertical- und Horizontalbewegungen.

Was zunächst die Verticalbewegungen anbetrifft, so lässt sich feststellen, dass in der Mehrzahl der Fälle und namentlich bei den niederen Organismen, welche Tropismen zeigen, also insbesondere beim Plankton, eine eigentliche active Verticalbewegung nur in der Richtung von unten nach oben stattfindet. Dieses Verhalten hat seinen guten Grund darin, dass mit wenigen Ausnahmen das Gesammtgewicht eines Organismus schwerer ist als ein gleiches Volum Wasser. Fälle, wie z. B. der von Loeb[1]) angeführte, in welchen die Abwärtsbewegungen von Polygordiuslarven durch active Schwimmbewegungen bewerkstelligt werden sollen, gehören, falls nicht, wie mir auch hier wahrscheinlich ist, ein Irrthum vorliegt, zu den Seltenheiten. Nur einige grössere pelagische Formen, z. B. Ctenophoren, werden hierin eine Ausnahme machen, indem bei ihnen, namentlich so weit sie räuberische Formen sind, auch active Abwärtsbewegungen stattfinden werden. Doch wird in der Regel eine active Verticalbewegung nur in der Richtung nach oben stattfinden, wie dies einmal schon die einfache Betrachtung derartiger Organismen zeigt, andererseits aber durch die Structur der Schwimmorgane sehr deutlich zu ersehen ist. Umgekehrt aber werden Verticalbewegungen nach unten fast immer durch ein Uebergewicht der Organismen, d. h. durch eine positive Differenz der specifischen Gewichte von Organismus und Wasser, ausgelöst werden. Was speciell die Planktonorganismen anbetrifft, so ist hier unleugbar die Tendenz vorhanden und bekannt genug, dass die zuweilen unzweckmässige Wirkung des Uebergewichtes oft in erstaunlich er-

1) J. Loeb, Pflüger's Archiv Bd. 54 S. 99.

giebiger Weise durch Vergrösserung des Formwiderstandes u. s. w. auf ein Minimum compensirt wird. Obgleich ich z. B. Hunderte von Cladoceren zu anderen biologischen Zwecken einzeln beobachtet habe, so habe ich doch nie bei ihnen eine Bewegung nach abwärts mit dem Kopf voran bemerken können, ausgenommen den Fall, dass die Organismen plötzlich durch starke Erwärmung oder Alkohol u. s. w. abgetödtet wurden.

Was nun die physikalische Klarlegung der activen Schwimmvorgänge ganz an und für sich anbetrifft, so habe ich für die hier zu behandelnden Aufgaben resp. für die hier in Betracht kommenden Organismen in der Literatur nur ziemlich allgemeine und unvollständige Bemerkungen finden können. Für die Schwimmbewegungen, des Nektons, der Fische, ist die Literatur beträchtlich reicher; hier liegt ein sehr eingehendes Werk von Strasser vor: Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Bewegungen des Leibes und der unpaaren Flossen. Stuttgart 1882. Zunächst behandelt diese Arbeit also gerade solche Organismen, die für uns nicht in Frage kommen. Ferner aber besteht sie wesentlich in einer mathematischen Behandlung des Problems, während physikalische Factoren, wie Formwiderstand, Uebergewicht, innere Reibung des Wassers u. s. w., fast vollständig unberücksichtigt gelassen werden, zum Theil darum, weil ihre Besprechung nicht in den Plan der Arbeit gehörte, zum anderen Theile wohl, weil ihr Einfluss und ihre Rolle dem Verfasser entgangen war. Weiterhin glaube ich, dass sich durch Verwendung von Begriffen wie Formwiderstand, Projectionsgrösse u. s. w., wie ich solche in früheren Arbeiten aufzustellen suchte, dieselben Thatsachen etwas einfacher dargestellt werden können, als es durch Strasser geschehen ist. Vor allen Dingen aber ist es merkwürdig, dass keiner von den in Frage kommenden Autoren, also insbesondere von neueren, ausser Strasser, Pettigrew und Marey sich vollständig klar über den Begriff und die Rolle der inneren Reibung des Wassers klar zu sein scheint. Auch selbst Pettigrew, der, wie ich glaube, am einfachsten und am gleichmässigsten die betreffenden Verhältnisse auseinandergesetzt hat und welcher sehr richtig an mehreren Stellen betont, dass der wesentlichste Unterschied der drei Bewegungsarten in Luft, im Wasser und auf der Erde, die sonst in ihren Einzelvorgängen grosse Aehnlichkeit mit einander zeigen, in der verschiedenen Beweglichkeit der drei Medien besteht, hält an

anderen Stellen „Dichtigkeit“, „Dichte“, „specifische Dichtigkeit“ und „specifisches Gewicht“ u. s. w. nicht ganz klar aus einander.

Auf Grund dieser Verhältnisse nun entschloss ich mich, die nöthigen allgemeinen Ausführungen über active Schwimmbewegungen überhaupt sowie speciell über die Bewegungen der niederen Thiere, welch letztere insbesondere noch wenig analysirt worden waren, unter Benutzung der angeführten älteren Autoren nach eigenen Ueberlegungen noch einmal zusammenzustellen resp. zu geben. Es lag mir aber aus verschiedenen Gründen viel weniger daran, eine genaue mathematische Analyse der Bewegungsformen, insbesondere der Einzelheiten derselben vorzunehmen, als vielmehr die Abhängigkeit der einzelnen Bewegungsvorgänge und ihrer Theile von möglichst allen in Betracht kommenden physikalischen u. s. w. Factoren theoretisch zu untersuchen. Ein Grund für dieses nur allgemeine Studium der betreffenden Erscheinungen wird aus dem zweiten, eigentlichen Haupttheil dieser Abhandlung, der theoretischen Betrachtung der tropischen Bewegungen, zu ersehen sein. Ausserdem aber ist ersichtlich, dass diese Probleme von zuweilen noch enormer Complexität sind, so dass eine in's Einzelne gehende Analyse derselben innerhalb des Rahmens einer Abhandlung nicht möglich ist. Immerhin ist aber zu betonen, dass eine nochmalige derartige Analyse mir zum Verständniss der tropischen Bewegung unumgänglich nöthig erschien.

Unsere folgenden Ueberlegungen zerfallen demnach zweckmässig in zwei Abtheilungen, erstens in eine etwas genauere physikalische Betrachtung der activen Schwimmvorgänge und zweitens in die Erörterung gewisser tropischer Bewegungen unter den im ersten Abschnitt gewonnenen Gesichtspunkten.

I. Physikalische Analyse der activen Schwimmbewegungen.

Es ist ersichtlich, dass die Schwimmvorgänge ein und desselben Organismus sehr verschiedenartig sein werden je nach der Richtung derselben. Wir wollen aus diesem Grunde verticale und horizontale Bewegungen gesondert betrachten. Beginnen wir mit den activen Verticalbewegungen als den etwas einfacheren Vorgängen.

Zunächst und ganz allgemein können wir sagen, dass die activen Verticalbewegungen nach oben erstens in einem Ueberwinden des Uebergewichts und zweitens in der Ertheilung einer Auftriebsgeschwindigkeit durch Muskelkraft bestehen. Die

nähere Analyse ergibt, dass bei einem Schwimmvorgang nach oben der Körper des Thieres mittelst paariger oder allgemein radiär angeordneter Flächenhebel durch Verkleinerung des Winkels zwischen Last und Arm emporgehebelt wird. Dabei verstehe ich unter Flächenhebel solche Hebel, deren Stütz- oder Angriffspunkt in den Endflächen liegen, während der Hebelarm meist verjüngt resp. stabförmig sein wird. Die Verkleinerung des Winkels aber geschieht eben durch Muskelkraft und rechtfertigt so die Bezeichnung „activ" für diese Bewegungsart. Damit aber eine derartige Hebelwirkung überhaupt möglich wird, sind ausser der geschilderten Beschaffenheit der Werkzeuge selbst zwei Vorbedingungen nöthig. Erstens müssen Stützpunkte für die Hebel überhaupt möglich sein; anders

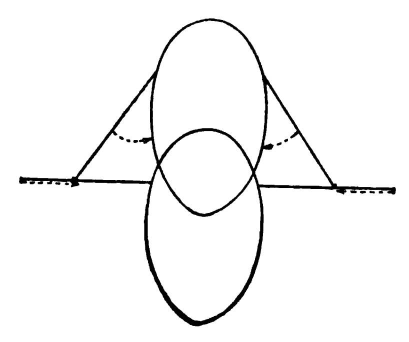


Fig. 1. Die Figur stellt einen schwimmenden Organismus, etwa eine Daphnia vom Rücken gesehen, dar; die Flächenhebel erscheinen dabei als Linien.

gesagt, es muss ein Hebellager vorhanden sein. Dieses Hebellager aber muss ausserdem noch die besondere Eigenschaft haben, nicht starr im Raume angeordnet, sondern mehr oder weniger beweglich und zwar allseitig beweglich zu sein. Die Nothwendigkeit der ersteren Bedingung erkennen wir z. B. aus der Ueberlegung, dass im luftleeren Raum keinerlei derartige Hebelbewegung, weder Schwimmen noch Fliegen, möglich wäre. Die Unumgänglichkeit der zweiten aber folgt erstens daraus, dass analog in einem absolut starren Medium eine Bewegung überhaupt nicht möglich ist, zweitens aber daraus, dass das Hebellager oder die Gegenpunkte der Stützpunkte darum nicht nur in einer Richtung, z. B. nur nach unten, beweglich sein dürfen, da ja die Länge der Hebelarme gegeben ist und bei verticalen Schwimmbewegungen beide oder sämmtliche radiär gestellte Hebel ihren Winkel verkleinern müssen.

Während nun der eigentliche Bewegungs- oder Schwimmvorgang, die Emporhebelung des Körpers durch Verkleinerung des Winkels, stattfindet, wird der Körper mit einer gewissen Geschwindigkeit nach oben getrieben werden. Zu gleicher Zeit aber werden auch die Hebelflächen seitwärts an den Körper des Organismus angedrückt werden, um so eine möglichst grosse Herabsetzung des Formwiderstandes, insbesondere auch der Projectionsgrösse [1]), zu bewirken. Nach und nach indessen wird diese Bewegung verlangsamt werden und das Uebergewicht wieder zur Geltung kommen, so dass zunächst ein Augenblick des Stillstandes, des Schwebens, eintreten wird. Bei diesem Moment beginnt dann auch fast regelmässig ein zweiter typischer Einzelvorgang der activen Schwimmbewegungen, indem nämlich jetzt

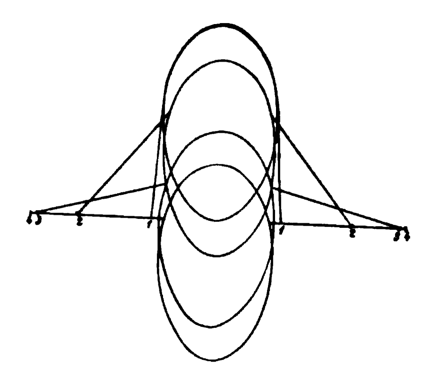


Fig. 2. Wiederausbreiten der Schwimmorgane durch schnelleres Sinken des Mittelkörpers.

die Ruder wieder in die Auslagestellung gebracht werden. Nothwendiger Weise wird hierbei ein Verlust an Geschwindigkeit stattfinden, der, falls die Hebel in der gleichen Weise, wie sie herabgedrückt wurden, wieder ausgestreckt werden, unter Umständen sogar zu einer activen Bewegung nach unten führen könnte. Diese Schwierigkeit wird indessen zum Theil sehr allgemein in der Weise vermieden, dass die Schwimmorgane gedreht wieder nach oben gezogen werden, d. h. dass keine drückende, sondern mehr eine schneidende Bewegung ausgeführt wird. Eine zweite, ebenfalls ziemlich verbreitete und wohl noch einfachere Methode der Ausbreitung aber ist die, bei welcher thatsächlich ein kleiner Sinkvorgang stattfindet, bei

1) Näheres über diese Begriffe ist in der vorstehenden Abhandlung: Zur Theorie der specif. Gewichtsbestimmung u. s. w. zu finden.

dem aber die etwas abstehenden Endflächen der Hebel in constanter Lage erhalten oder, genauer gesagt, möglichst nur horizontal verschoben werden, indem nämlich der Körper des Thieres wegen seines geringen Formwiderstandes schneller sinkt als die Schwimmflächen (siehe Fig. 2). Oft werden natürlich Combinationen beider Auslagemethoden stattfinden. Nach Wiederausbreitung der Hebel kann nun der eigentliche Schwimmvorgang, die Aufwärtsbewegung, von Neuem beginnen.

Die Grösse der Endgeschwindigkeit ist nun abhängig von folgenden Factoren:

1. von dem Uebergewicht des Körpers;
2. von der Grösse und Stellung der Hebelflächen;
3. von der Beweglichkeit des Hebellagers;
4. von der Muskelkraft des Organismus (mit Berücksichtigung der Zeit);
5. von der Gestalt des nach oben getriebenen Körpers.

Wir wollen zu diesen fünf Punkten nur die nothwendigsten Bemerkungen machen. Als constant bei jeder Verticalbewegung (also auch bei einer tropischen) eines Organismus nach oben können wir Punkt 2 und 5, die Grösse und Stellung der Schwimmwerkzeuge und die Gestalt des nach oben treibenden Körpers, ansehen. Ich habe schon früher diese beiden Grössen mit noch einigen anderen zusammen, welche sämmtlich specielle Eigenschaften des Organismus allein sind, zum Unterschied zu gewissen anderen, später zu erörternden Schwimmfactoren, die biologischen Factoren der Schwimmbewegungen u. s. w. genannt. Diese biologischen Factoren nun können wir aber darum für uns als constant ansehen, weil, wenn wirklich Variationen derselben in Folge äusserer Einflüsse wie Licht, Wärme, chemische Beschaffenheit u. s. w. bei Individuen (und nur mit solchen haben wir es hier zu thun) eintreten sollten, diese Abänderungen fast immer mit einem Absterben der betreffenden Organismen verbunden sein werden. Ausgenommen von dieser Regel sind natürlich Entwicklungsreihen, Generationen u. s. w. von Organismen, die aber, wie gesagt, für uns nicht in Betracht kommen. Der Kürze und der Uebersichtlichkeit dieser eigentlich doch nur vorbereitenden Darstellung halber wollen wir es nun unterlassen, auch auf diese Möglichkeit, d. h. auf die Einflüsse auch solcher Variationen auf die Auftriebsgeschwindigkeit von Organismen, einzugehen. Wir wenden uns vielmehr zur Be-

trachtung der Einflüsse von Variationen der drei übrigen genannten Schwimmfactoren.

Ein Wachsen des Uebergewichtes verlangsamt die Verticalbewegung nach oben, während umgekehrt eine Verminderung desselben die Aufwärtsbewegung begünstigt. Hervorgerufen aber kann eine Aenderung des Uebergewichts auf mannigfache Weise werden. Zunächst ist im Allgemeinen zu constatiren, dass das specifische Gewicht des Organismus selbst nur schwer oder nur in geringen Grenzen variirt, falls nicht eine Schwächung oder Abtödtung eintreten soll. Finden aber solche Variationen doch statt, so geschieht dies auf zweierlei Weise, entweder aus inneren Ursachen (Eintreten der Geschlechtsreife u. s. w.) oder durch äussere Einflüsse. Als wichtiger kommen für uns die Variationen zweiter Art in Folge von Aenderungen des specifischen Gewichtes primär des Aussenwassers und secundär des Organismus selbst in Betracht. Derartige Variationen nun werden fast ausschliesslich durch Temperatur- und Salzgehaltsänderungen des Wassers hervorgerufen. Dabei ist es bemerkenswerth, dass die Aenderungen des specifischen Gewichtes der Organismen immer in gleichsinniger oder compensatorischer Weise zu den specifischen Gewichtsänderungen des Wassers vor sich gehen, d. h. also, dass sich z. B. bei Erwärmung des Aussenwassers auch die Flüssigkeiten der Organismen, die ja bei den hier besonders in Frage kommenden Thieren, den Planktonten, ausserdem von sehr ähnlicher, chemischer Consistenz, namentlich extrem wässerig sind, sich erwärmen, und dass andererseits auch der Salzgehalt der thierischen Säfte bei steigender Concentration der Aussenflüssigkeit im Allgemeinen zunimmt. Näheres über diese regulatorischen, speciell auch osmotischen Wirkungen insbesondere wechselnder Salzconcentrationen auf das Uebergewicht der Planktonorganismen ist in einer meiner citirten Abhandlungen zu finden[1]). — Die Steiggeschwindigkeit aber wächst, natürlich die Constanz der übrigen Factoren vorausgesetzt, umgekehrt wie das Uebergewicht des Organismus.

Zweitens haben wir die Einflüsse der wechselnden Beweglichkeit der Hebellager auf die Steiggeschwindigkeit zu untersuchen. Indessen hat diese Eigenschaft der Flüssigkeiten, sich einer

---

1) Zur Theorie des Planktons. I und II. Ueber den Einfluss des Salzgehaltes der Gewässer auf das Plankton. Zool. Jahrb., Abth. f. Syst. 1903.

bewegenden Fläche zu widersetzen, schon längst in der Physik resp. physikalischen Chemie einen eigenen Namen bekommen, und zwar heisst sie die Viscosität, specifische Zähigkeit oder innere Reibung derselben. Unter der inneren Reibung einer Flüssigkeit versteht man also die Tendenz derselben, sich einer Bewegung ihrer Theile, sei es, dass diese direct oder durch Bewegen eines anderen

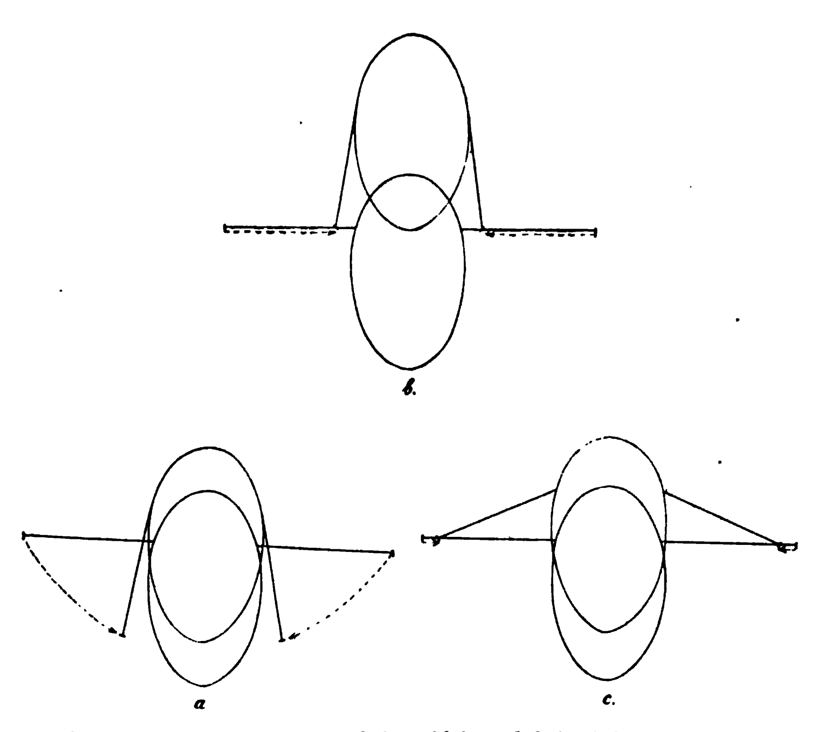


Fig. 3. Schwimmbewegungen. *a* bei zu kleiner, *b* bei mittlerer (optimaler), *c* bei zu grosser innerer Reibung.

Körpers in derselben bewerkstelligt wird, zu widersetzen. Es handelt sich nun darum, erstens festzustellen, in welcher Weise eine Variation der inneren Reibung der Flüssigkeit auf die Schnelligkeit der Schwimmbewegungen einwirkt.

Gehen wir wieder von der Auslagestellung der Schwimmwerkzeuge aus, so ist ersichtlich, dass zunächst eine zu kleine Beweglichkeit der Flüssigkeit unvortheilhaft für den Hebelvorgang ist (Fig. 3a). Denn ist die innere Reibung der Flüssigkeit zu gering, so geht die Verkleinerung des Winkels zu leicht vor sich,

d. h. die hebelnden Endflächen beschreiben annähernd einen Kreisbogen, ohne dass dadurch eine nennenswerthe Bewegung nach oben hervorgerufen wird. Allerdings ist hiermit eine Ersparniss an Muskelkraft verknüpft; indessen soll dieser Factor bis auf später unberücksichtigt bleiben. Der Hebelvorgang an und für sich aber wird zunächst immer vortheilhafter je grösser die innere Reibung der Flüssigkeit wird. Denn bei abnehmender Beweglichkeit der Flüssigkeit wird der Bogen, welchen die Endflächen bei der Winkelverkleinerung beschreiben, sich immer mehr und mehr einer Geraden, und zwar einer Horizontalen nähern (Fig. 3c). Auf der anderen Seite verlangt allerdings dieser Vorgang auch mehr Muskelkraft als bei grösserer Beweglichkeit der Flüssigkeit, da ja auch die Winkelverkleinerung schwieriger geworden ist. Schliesslich können wir uns eine Beschaffenheit der Flüssigkeit denken, bei welcher ein Schwimmvorgang wieder überhaupt unmöglich wäre, da die innere Reibung zu gross ist. (Solche Flüssigkeiten wären z. B. Pech oder flüssiges Wachs u. s. w.) Nehmen wir, wie es bei einer derartigen theoretischen Betrachtung unumgänglich nöthig ist, eine Constanz der Muskelkraft an, so wird der Effect dieses wesentlichsten Theiles der Verticalbewegung nach aufwärts in der Zeiteinheit zwischen diesen beiden Extremen der inneren Reibung den günstigsten Werth ergeben. Eine genauere Bestimmung dieses ausgezeichneten Punktes, dieses Optimums der inneren Reibung, für die Bewegungsvorgänge kann einstweilen nur durch das Experiment, nicht aber durch die Theorie stattfinden.

Nun findet aber gleichzeitig mit dem Hebelvorgang auch die Aufwärtsbewegung des Organismus statt, welche natürlich auch von der inneren Reibung der Flüssigkeit beeinflusst wird. Was den Sinn dieses Einflusses anbetrifft, so liegt er auf der Hand; die Bewegung wird um so schneller möglich sein, je kleiner die innere Reibung ist.

Endlich als dritter Theil des verticalen Schwimmvorganges kommt das Wiederausbreiten der Schwimmorgane resp. der Sinkvorgang zur Ruhelage noch in Betracht. Was die active Ausbreitung anbetrifft, so wird diese natürlich ebenfalls durch eine grössere innere Reibung der Flüssigkeit erschwert. Umgekehrt wird aber der Sinkvorgang viel langsamer bei grosser innerer Reibung stattfinden als bei geringer, d. h. dieser Verlust der gesammten Steiggeschwindigkeit wird im ersteren Falle viel kleiner sein als im zweiten. Allerdings ist

Einzelvorgänge an der Gesammtbewegung stark bei dergleichen niedrigen Temperaturen abnimmt.

Nun haben wir uns noch die Ursachen zu vergegenwärtigen, welche Variationen der inneren Reibung des Wassers hervorrufen können. Als solche kommen in Betracht ausschliesslich Aenderungen der Temperatur und der chemischen Beschaffenheit des Wassers, speciell des Salzgehaltes. Die Aenderung der inneren Reibung mit der Temperatur sind, wie oben schon angedeutet wurde, sehr beträchtlich und betragen für die ersten 10—15° pro 1° ca. 3 %, für die weiteren Temperaturen bis 25° ca. 2 % und bis 30—35° ca. 1,5 %. Und zwar nimmt die innere Reibung ab mit steigender Temperatur. Bei 25° ist also die Sinkgeschwindigkeit ein und desselben Körpers, wenn wir die gleichzeitige Beschleunigung durch Aenderung der specifischen Gewichte resp. des Uebergewichtes bei Seite lassen, noch einmal so gross als bei 0°. In ähnlich starker Weise variirt die innere Reibung in Folge von Salzgehaltsänderungen. Die Aenderung pro 1 % NaCl beträgt je nach der Temperatur innerhalb der ersten 30° ungefähr 1,7—3,6 %[1]. Wir sehen also, dass dieser „äussere" Factor der Bewegungsgeschwindigkeit sich ausserordentlich leicht und stark ändert.

Drittens haben wir endlich noch die Rolle der Muskelkraft und zwar unter Berücksichtigung der Zeit bei den Verticalbewegungen nach oben zu untersuchen. Es ist zunächst ersichtlich, dass die Schnelligkeit der eigentlichen Schwimmbewegung, des Hebelvorganges, proportional dieser Kraft ist. Die Abhängigkeit aber dieser Muskelkraft, selbst von anderen, äusseren Factoren festzustellen, ist eine äusserst unsichere und schwierige Aufgabe. Zwar sind ja z. B. Beziehungen zwischen der lebendigen Kraft eines Muskels und der Temperatur bekannt, doch ist es einmal noch nicht erwiesen, dass diese an Wirbelthieren gemachten Befunde auch für die hier in Betracht kommenden niederen Organismen im gleichen Umfange gelten und zweitens steht es fest, dass die Leistungsfähigkeit der Muskeln von Individuum zu Individuum und erst recht von Art zu Art bedeutend differiren kann. Im Allgemeinen wird eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit der Muskeln bei einer Steigerung der Tempera-

1) Nähere Angaben finden sich z. B. in voranstehender Abhandlung: Zur Theorie der specifischen Gewichtsbestimmungen u. s. w.

tur bis 30—40° bei Wirbelthieren angegeben; die genaueren Zahlen weichen selbst beim Frosch erheblich von einander ab[1]).

In analoger Weise wird auch eine Beschleunigung der Wimperbewegung mit Erhöhung der Temperatur bei ciliaten Infusorien, z. B. bei Paramäcium[2]), zum Theil wohl mit Recht auf eine Erhöhung der Muskelkraft zurückgeführt. Indessen sind diese Beobachtungen noch sehr unbestimmt und wegen der Complexität der Erscheinungen auch noch keineswegs eindeutig verwendbar, so dass wir einstweilen diesen Factor als ziemlich unberechenbar mit in den Kauf nehmen müssen.

Wenden wir uns nun kurz zur näheren Definition der horizontalen Bewegungen. Zunächst können wir wieder feststellen, dass auch diese Bewegungen wie die Verticalbewegungen nach aufwärts im Grunde und ganz allgemein gesprochen, in zweierlei Geschehnissen bestehen: Erstens in einem Ueberwinden des Uebergewichtes und zweitens in der Erteilung einer Geschwindigkeit, beides durch Muskelkraft. Während nun aber bei den Verticalbewegungen diese zweierlei Geschehnisse in ein und derselben Richtung vor sich gingen und dadurch dem Gesammtvorgang eine gewisse Vereinfachung gaben, ist dies bei den horizontalen Bewegungen nicht der Fall. Wir werden sehen, welche beträchtliche Complication diese Thatsache mit sich bringt.

Bei manchen Wasserorganismen, z. B. auch bei den Fischen, fällt dieser erste Process, die Compensirung des Uebergewichtes wegen des Vorhandenseins sogen. hydrostatischer Apparate weg. In vielen anderen Fällen aber, speciell auch bei pelagischen Organismen, ist diese zweifache Deutung der Horizontalbewegungen in der That zutreffend. Zu berücksichtigen ist allerdings, dass bei einem Theile des Planktons, namentlich bei den kleineren, mikroskopischen Organismen derselben, Horizontalbewegungen im eigentlichen scharfen Sinne des Wortes nur sehr selten vorkommen, so dass von manchen Forschern, z. B. von Hensen und Apstein, das Vorhandensein überhaupt sowohl von activen Horizontalbewegungen als auch von auf activem und passivem Wege zu Stande gekommenen Verschiedenheiten der horizontalen Verbreitung verneint worden ist.

1) Vgl. z. B. Herrmann, Physiologie, 12. Aufl. 1900.

2) Vgl. z. B. Verworn, Allgem. Physiologie.

Gestützt wird diese Ansicht auch z. B. durch die Betrachtung der Structur der Schwimmorgane eines Theiles des Planktons, aber auch durch die directe Beobachtung der Bewegungsvorgänge selbst, indem bei derartigen Organismen eine horizontale Aenderung der Lage fast nie durch eine eigentliche Horizontalbewegung, sondern in der Regel durch eine Winkelbewegung, d. h. durch eine Bewegung in schräger Richtung, stattfindet. Doch muss insbesondere der theoretischen Vollständigkeit wegen und der in der That vorhandenen Horizontalbewegungen z. B. der Protisten halber auch auf die Horizontalbewegungen im eigentlichen Sinne etwas näher eingegangen werden.

Betrachten wir zuerst den allgemeinen Fall des Horizontalschwimmens, in dem ein Uebergewicht vorhanden ist. Hier lassen sich nun mehrere Methoden unterscheiden, nach denen eine Horizontalbewegung im eigentlichen Sinne bewerkstelligt wird und welche von den in Betracht kommenden niederen Thieren verwendet werden. Die erste und wohl verbreitetste Methode besteht zunächst darin, dass durch Muskelkraft, sei es nun mittelst paariger Flossen oder mittelst radiärer u. s. w. Cilien eine Hebelbewegung in einer der oben beschriebenen analogen Art und Weise in einem Winkel nach oben gemacht wird. Und zwar wird sich die Grösse dieses Winkels nach der Grösse des Uebergewichtes insofern richten, als bei stärkerer Betheiligung des Uebergewichtes auch eine grössere Componente der gesammten zur Fortbewegung verwendeten Muskelkraft auf die Ueberwindung derselben kommen wird, d. h. mit anderen Worten, der Winkel wird gleichsinnig mit dem Uebergewicht des Körpers wachsen (Fig. 4). Natürlich sind in nachfolgender Figur die Winkel sowie die übrigen Verhältnisse in stark übertriebenem Maassstabe gezeichnet. Nach dem eigentlichen activen Schwimmvorgang wird der Körper eine gewisse Geschwindigkeit schräg nach oben haben, welche aber nach und nach abnimmt und an einem gewissen Punkte ihre Richtung ändert. Dieser Punkt wird diejenige Stelle der Bewegung sein, an der die zur Ueberwindung des Uebergewichts verwandte Componente der bewegenden Muskelkraft gleich Null ist und sich vollständig in Lagenenergie verwandelt hat. Bei der nun eintretenden schrägen Abwärtsbewegung sind folgende Gesichtspunkte zu berücksichtigen: Wäre der sich bewegende Körper vollkommen centrisch regelmässig gestaltet, d. h. wäre der Formwiderstand desselben wie z. B. bei einer Kugel nach

allen Seiten hin gleich, so würde die Bahn der Abwärtsbewegung sowohl dieselbe Gestalt wie die der Aufwärtsbewegung haben als auch mit der gleichen Geschwindigkeit durchlaufen werden. Nun ist aber der Formwiderstand von Organismen und speciell von solchen, die für uns in Betracht kommen, bekanntermaassen nach verschiedenen Seiten sehr verschieden. Für eine möglichst reine Horizontalbewegung am vortheilhaftesten ist aber zweifellos der Umstand, dass der Formwiderstand, speciell die Projectionsgrösse für Abwärtsbewegungen, also für Sinkvorgänge, in wohl fast allen Fällen einer der grösstmöglichsten, wenn nicht der grösste überhaupt ist. In Folge dessen wird die Abwärtsbewegung zunächst nicht in demselben Winkel wie die Aufwärtsbewegung stattfinden, sondern wohl regelmässig in einem zur horizontalen spitzeren (vergl. α u. β). Zu gleicher Zeit aber wird der fortgetriebene Organismus eine

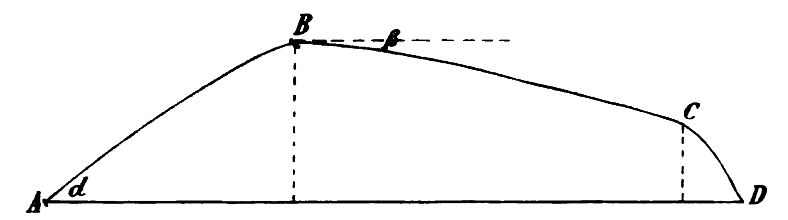


Fig. 4. Schematische Bahn eines horizontalen Schwimmstosses.

längere Strecke bei der Abwärtsbewegung horizontal getrieben werden als beim Aufstieg, da ja für Horizontalbewegungen nicht nur der Formwiderstand nach unten am grössten, sondern meist auch der Formwiderstand in der erstrebten Bewegungsrichtung, insbesondere die in der Bewegungsrichtung construirte Projectionsgrösse, thunlichst am kleinsten sein wird. Je nachdem schwimmende Organismen besonders Horizontal- oder Verticalbewegungen machen, finden wir ja bekanntlich sehr weitgehende dementsprechende Anpassung der verschiedenen Formwiderstände. Nach einer gewissen Zeit jedoch wird die horizontale Bewegungscomponente erschöpft sein, während der in Lagenenergie verwandelte Theil der Muskelenergie dies bei genügend grossem Formwiderstand nach unten in für die Horizontalbewegungen zweckmässiger Weise noch nicht sein wird. In diesem Falle wird dann eine mehr oder minder lange und langsame Vertikalbewegung eintreten, bis die Lagenenergie wieder gleich Null geworden ist, resp. ihren ur-

sprünglichen Werth wieder erreicht hat. Bei dieser Abwärtsbewegung nun, insbesondere bei ihrem letzten, fast rein verticalen Theile kann

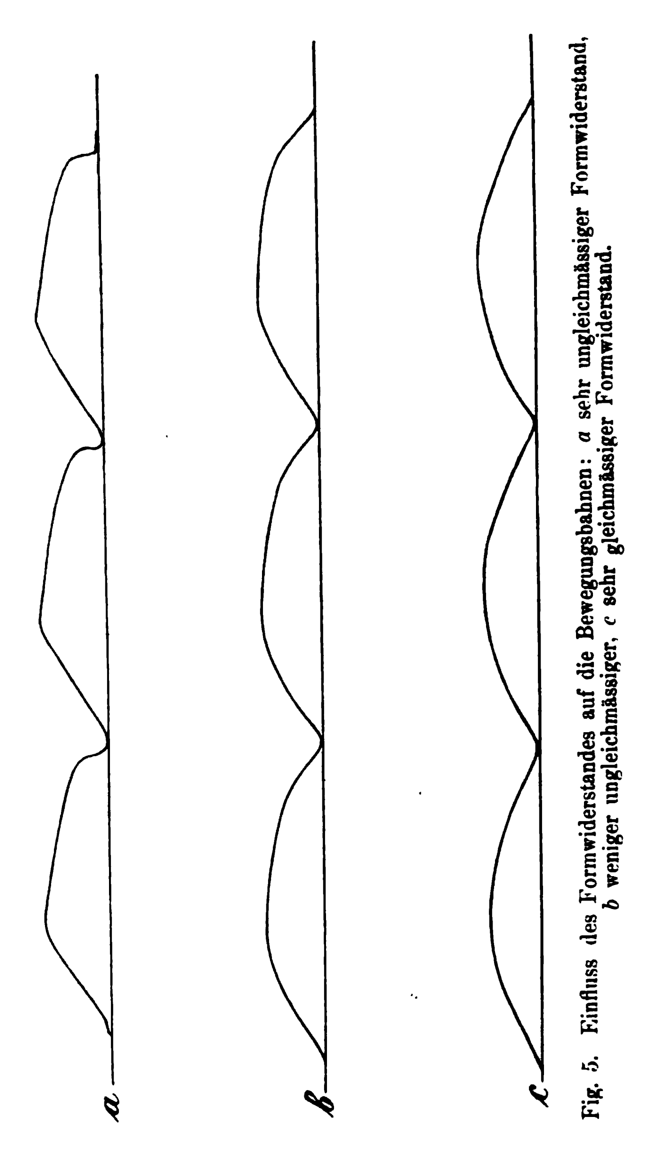


Fig. 5. Einfluss des Formwiderstandes auf die Bewegungsbahnen: *a* sehr ungleichmässiger Formwiderstand, *b* weniger ungleichmässiger, *c* sehr gleichmässiger Formwiderstand.

dann auch die Wiederausbreitung der Schwimmorgane zur Auslage in der oben schon geschilderten Art und Weise stattfinden.

Es ist nun ersichtlich, dass bei der Schilderung dieses Themas ein theilweise sehr willkürliches Verhältniss der einzelnen in

Frage kommenden Grössen, der Bewegungscomponenten, der Formwiderstände u. s. w., unter einander angenommen werden musste. Es ist einstweilen nicht meine Absicht und liegt auch ausserhalb des Rahmens dieser Abhandlung, alle einzelnen möglichen und vorhandenen Variationen in der Zusammenwirkung der genannten Factoren näher auszuführen. Im Allgemeinen soll nur hier noch hinzugefügt werden, dass die Wellenlinien um die eigentliche Richtung der Horizontalen herum, die sich bei Betrachtung dieser Bewegungsmethode ergeben:

erstens um so gleichmässiger werden, je geringer die Unterschiede des Formwiderstandes speciell der Projectionsgrösse beim Auf- und Abtrieb resp. in verticaler und horizontaler Richtung sind (Fig. 5); und

zweitens eine um so geringere Ausschlagweite haben werden, je geringer das Uebergewicht ist, so dass z. B. die Bewegungsbahn bei Organismen mit hydrostatischen Apparaten, durch welche das gesammte specifische Körpergewicht annähernd gleich 1 wird, sich einer horizontalen Geraden nähern wird (Fig. 6).

a b c

Fig. 6. Einfluss des Uebergewichtes auf die Bewegungsbahnen: *a* grosses, *b* mittleres, *c* kleines Uebergewicht.

Weiterhin nun ergeben sich noch Verschiedenheiten zwischen

den einzelnen, in der Natur vorkommenden Bewegungsbahnen darin, dass dieselben nicht sämmtlich, wie es bei der beschriebenen Fortbewegungsmethode annähernd der Fall ist, in einer Ebene vor sich gehen, sondern dass z. B. die Verticalprojection der Bewegungsbahn sich statt als eine Gerade ebenfalls als eine Wellenlinie darstellt (Fig. 7). Kleinere Abweichungen von der oben geschilderten Bewegungsbahn, welche mehr oder weniger zufällig sein können, leiten über zu einer zweiten, ziemlich häufig von Organismen angewandten Schwimmmethode, die darin besteht, dass die Bewegung mit einem endständigen Schwimmorgan, einen Ruderschwanz, ausgeführt wird. Der eigentliche Schwimm- oder Hebelvorgang wird hierbei dadurch ausgeführt, dass durch Muskelkraft eine Streckung des gekrümmten Körpers und dabei insbesondere eine Zurückbewegung des erhobenen oder seitlich ausgelegten Schwanzes ausgeführt wird. Damit nun bei diesem Vorgange thatsächlich eine Vorwärtsbewegung zu Stande kommt, ist es nöthig, dass der Formwiderstand plus dem Uebergewicht des hinteren Körpertheiles, des Schwanzes, grösser ist als die entsprechende Summe von Uebergewicht und Formwiderstand des vorderen, fortzubewegenden Körpertheiles. Diese nothwendige Differenz wird nun insbesondere dadurch erreicht, dass der Formwiderstand resp. die in der der Bewegungsrichtung construirte Projectionsgrösse einerseits des hinteren hebelnden Theiles möglichst gross, andererseits dieselbe Grösse des vorderen Körpertheiles auf ein Minimum reducirt wird. Und zwar gilt diese Bedingung unabhängig von der Beschaffenheit des Mediums, also von seiner inneren Reibung.

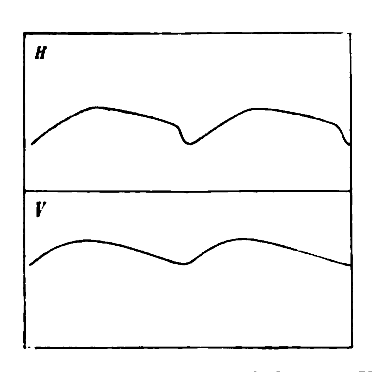


Fig. 7. Horizontal- (H) und Vertical- (V) Projection einer horizont. Bewegungscurve.

Wie schon angedeutet wurde, lassen sich nun je nach der Stellung der bewegenden hebelnden Endfläche zwei Fälle wieder unterscheiden. Im ersten Falle liegt der endständige Flächenhebel horizontal zur Bewegungsrichtung (z. B. die Schwanzflosse des Delphins), im zweiten Falle vertical zu derselben (z. B. die Schwanzflosse der meisten Fische). Im ersten Fall geschieht die

Hebelbewegung wohl wegen des meist vorhandenen Uebergewichtes von oben nach unten und folgt damit wahrscheinlich der oben beschriebenen allgemeinen Bewegungsbahn. Im zweiten Fall wird eine Raumcurve beschrieben, deren Horizontalprojection im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Bewegungsbahnen in Folge einer grösseren Constanz des Formwiderstandes und besonders der in der Bewegungsrichtung construirten Projectionsgrösse viel gleichmässigere und niedrigere Wellen zeigen wird als die Horizontalprojection der ersten Curve, deren Verticalprojection dagegen wieder eine ausgesprocnene Wellenlinie ist. Die letztere Thatsache findet natürlich darin ihre Erklärung, dass durch die horizontale Schwanzbewegung nur ein einseitiger Vorstoss erfolgt, auf den, um die horizontale Bewegungsrichtung einzuhalten, abwechselnd ein compensatorisches Schlagen nach der anderen Seite stattfinden muss. Die Resultante ergibt dementsprechend bei verticaler Betrachtung ebenfalls eine Wellenlinie.

An diese geschilderten Bewegungsmodi schliessen sich Schwimmbewegungen an, bei welchen sich in viel gleichmässigerer Weise der ganze Körper an dem eigentlichen Bewegungsact betheiligt, und welche wir etwa mit dem Namen „Schlängeln" bezeichnen. Es ist characteristisch für diese Bewegungsweise, dass, entsprechend dem Vorhandensein eines Uebergewichtes, die Auslagebiegungen des sich bewegenden Körpers fast regelmässig nur in verticaler und nicht in horizontaler Richtung bei der Mehrzahl der sich so bewegenden Organismen stattfinden. Eine nähere Analyse dieser Bewegungsart soll indessen hier nicht gegeben werden, insbesondere da einerseits die mathematisch-physikalische Behandlung in den oben citirten Werken von Strasser, Pettigrew u. s. w. schon vorhanden ist, andererseits aber die eben gegebenen allgemeinen Bemerkungen und besonders der Hinweis auf die nahe Verwandschaft dieses dritten Bewegungsmodus mit dem zweiten, ausführlicher erörterten für die hier in Frage kommenden Zwecke vollständig genügt. Desgleichen halte ich einstweilen eine analoge Behandlung noch anderer, in der freien Natur vorkommender Schwimmbewegungsarten darum einstweilen für überflüssig, weil dieselben meist nur leicht auf das Grundschema zurückzuführende Modificationen der geschilderten Bewegungsarten sind.

Nach der Betrachtung der verschiedenen Methoden der activen horizontalen Schwimmbewegungen im allgemeinen Falle, d. h.

bei Vorhandensein eines Uebergewichtes, wollen wir noch einige kurze Betrachtungen über den Sonderfall anstellen, in dem die Organismen annähernd das gleiche specifische Gewicht haben wie das umgebende Wasser. Hier treten naturgemäss einige Vereinfachungen ein, indem namentlich in keinem der beschriebenen Fälle eine Auftriebsbewegung zur Compensirung des Uebergewichtes nöthig ist. In Folge dessen zeigen auch diese Bewegungsbahnen, z. B. die der Fische, nicht die mehr oder weniger regelmässigen verticalen Wellen.

Diese allgemeinen Ausführungen über die verschiedenen Methoden und Bahnen der activen Horizontalbewegungen mögen hier genügen. Ich weiss natürlich selbst sehr genau, dass dieselben weder vollständig sind noch mathematische Genauigkeit haben; doch muss eine eingehendere Untersuchung meinerseits aus mehreren Gründen verschoben und wohl besser auch berufeneren Händen, z. B. mathematischen Physikern, anvertraut werden, die indessen auch die biologischen Verhältnisse, insbesondere Mannigfaltigkeiten, nicht ausser Acht zu lassen haben. Hier war vor allen Dingen zunächst nur eine Vollständigkeit der Aufzählung der bei Schwimmvorgängen in Betracht kommenden Factoren erstrebt worden. Der angestrebten Gleichmässigkeit der Behandlung aller Factoren entsprechend und zu Folge der nur aus dieser resultirenden richtigen Würdigung der einzelnen Factoren wollen wir nun am Schluss dieser Betrachtungen noch einige Worte über die Rolle der inneren Reibung, des äusseren Schwimmfactors, wie bei den Verticalbewegungen so auch hier bei den Horizontalbewegungen hinzufügen.

Bei der Betrachtung des Einflusses der inneren Reibung auf die Schwimmbewegungen lassen sich die geschilderten Bewegungsmodi leicht in zwei Gruppen sondern. Die eine Gruppe enthält die Bewegungsformen mit Sinkvorgängen, die andere Gruppe die Bewegungen ohne solche. Oder mit anderen Worten: Der Einfluss der inneren Reibung auf die Schwimmvorgänge, speciell der Einfluss der inneren Reibung auf die Oekonomie der Schwimmvorgänge, ist verschieden, je nachdem die betreffenden Organismen ein Uebergewicht besitzen oder nicht. Diese Verschiedenheit aber besteht erstens darin, dass die Schwimmvorgänge mit Uebergewicht in einem wechselnden Maasse stärker abhängig sind von der inneren Reibung als Bewegungen ohne Betheiligung des Uebergewichtes. Zweitens aber können wir schon theoretisch den Sinn der Beeinflussung wechselnder innerer Reibung auf das Ge-

sammtergebniss, Schwimmgeschwindigkeit in horizontaler Richtung feststellen, was bei der zweiten Gruppe von Bewegungen nicht möglich ist. Im ersteren Falle, beim Vorhandensein eines Uebergewichtes, müssen nämlich, falls eine wirkliche Horizontalbewegung zu Stande kommen soll, nothwendiger Weise Sinkvorgänge, wenn auch noch so minimaler Natur, zwischen die eigentlichen Stoss- oder Schwimmbewegungen eingeschaltet werden, so dass sich bei grösserer innerer Reibung folgende zwei mit einander verknüpfte Vortheile ergeben: Da, wie oben angedeutet und an anderen Orten ausführlicher dargelegt wurde, die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers durch die innere Reibung stark beeinflusst, speciell durch Erhöhung derselben stark herabgesetzt wird, so wird erstens eine längere Zeit der Erholung verstreichen können, bis der sinkende Organismus soweit aus der horizontalen Richtung gesunken ist, dass ein neuer Schwimmstoss schräg aufwärts nöthig wird. Dies gilt besonders dann, wenn wir z. B. annehmen, dass der Aufsteigswinkel des Organismus constant bliebe. Andererseits aber wird diese theoretische Annahme keineswegs oft in der Natur bestätigt werden, vielmehr wird auch dieser Winkel je nach der Intensität des Abtriebs, der Sinkgeschwindigkeit, variiren. Für den Fall einer grösseren inneren Reibung folgert dann der Vortheil, dass schon primär der Auftriebswinkel spitzer genommen zu werden braucht, um eine Entfernung des Organismus aus der horizontalen Richtung in Folge seines Uebergewichtes auf ein Minimum zu reduciren.

Für die anderen, eigentlich activen Theile der Schwimmbewegungen gilt das schon oben anlässlich der verticalen, activen Bewegungen Gesagte; hier stehen sich theoretisch Vortheile und Nachtheile gegenüber, so dass nur das Experiment, das aber allen den genannten übrigen Schwimmfactoren (Formwiderstand, Aufsteigswinkel, Muskelkraft u. s. w.) Rechnung tragen muss, über den näheren Einfluss einer wechselnden inneren Reibung Aufschluss geben kann.

Es ergibt sich nun von selbst, dass der Betrachtung der rein verticalen und rein horizontalen Schwimmbewegungen eine Erörterung der Bewegungen nach beliebiger Richtung folgen muss. Namentlich entspricht dieser Forderung auch der Umstand, dass derartige „schräge“ Bewegungen neben reinen Verticalbewegungen die häufigsten sind, denen wir bei den niederen Organismen, welche für uns in Frage kommen, begegnen. Das wichtigste Allgemeingültige,

was wir über derartige Bewegungsformen hier zu sagen haben, besteht darin, dass die Rolle der inneren Reibung um so grösser wird, je grösser der Winkel zur Horizontalen der Bewegungsrichtung wird; mit anderen Worten, der Einfluss der inneren Reibung wächst in dem Maasse, in dem zwischen die eigentlichen Schwimm- oder Stossbewegungen Sinkvorgänge eingeschaltet sind. Dies gilt indessen nur für alle Bewegungsrichtungen innerhalb einer oberen Halbkugel, deren Basis horizontal liegt. — Für Bewegungen in den Radiusrichtungen der unteren Halbkugel brauchen wir aber hier den Einfluss der inneren Reibung nicht zu erörtern, da nämlich active Schwimmbewegungen in dieser Richtung bei den hier in Betracht kommenden Thieren, speciell den pelegischen, nur selten vorkommen, derartige Ortsveränderungen vielmehr, wie die Beobachtung lehrt, fast stets durch Sinkvorgänge, die eventuell durch actives Verringern des Formwiderstandes beschleunigt resp. durch Steuerung feiner gerichtet werden können, bewerkstelligt werden. —

II. Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen.

Nach dieser etwas näheren physikalischen Analyse der activen Schwimmbewegungen überhaupt wollen wir nun zur Analyse einiger tropischer Bewegungen schreiten, d. h. zur Betrachtung einiger Einzelfälle von activen Schwimmbewegungen, welche zum Theil ausgelöst und gerichtet, zum Theil auch nur gerichtet werden von gewissen bekannten physikalischen Factoren. Und zwar kommen von derartigen Bewegungen für uns thermo-, helio-, geo-, eventuell auch chemotropische Vorgänge in Betracht. —

Es ist schon aus dem oben über die Abhängigkeit der schwimmenden Bewegungen von der inneren Reibung des Wassers Gesagtem zu ersehen, auf was die nachfolgenden Ueberlegungen herauslaufen wollen. Vergegenwärtigen wir uns kurz die im vorigen Abschnitt gemachten Ausführungen, so war ein wichtiges Resultat, dass jedem Organismus, ferner jeder Species u. s. w. ein ganz bestimmter Grad der inneren Reibung zugeordnet sein muss, bei welchem die Schwimmbewegungen in verticaler oder in horizontaler Richtung u. s. w. am ökonomischsten, am ergiebigsten werden. Denn im Falle, dass die innere Reibung für den betreffenden Organismus zu

klein ist, wird auch die Hebelwirkung insofern unvortheilhaft werden, als die Hebelbewegung, die Verkleinerung des Winkels, zu leicht vor sich geht und entsprechend der Vorstoss zu gering wird. Andererseits ist bei zu grosser innerer Reibung mehr Muskelkraft nöthig, um die Hebelbewegung auszuführen, d. h. also, wenn wir die Muskelkraft constant setzen, es werden in der Zeiteinheit weniger Einzelbewegungen gemacht werden können. In Folge dessen wird also ein von Fall zu Fall verschiedener Mittelwerth der inneren Reibung dem Optimum der Schwimmbewegungen entsprechen [1]). Als besonders drastisches Beispiel führe ich an, dass ein Fisch einmal nicht in Luft, andererseits aber auch nicht in Sand oder in Pech schwimmen könnte, gesetzt auch dass seine sonstige Schwimmfähigkeit erhalten blieb. Der hier den Ausschlag gebende Unterschied besteht aber durchaus nur in der Excentrität der beiden Werthe der inneren Reibung, von denen der der Luft für die Schwimmbewegung viel zu klein, der des Sandes oder Peches umgekehrt viel zu gross ist.

Stellen wir uns nun ein Feld (ein Wasserbecken) vor, welches eine ungleichmässige innere Reibung besitzt und zwar in der Art, dass von der einen Seite derselben eine continuirliche Abnahme nach der anderen Seite hin stattfindet. Ferner aber sollen die Werthe der inneren Reibung an beiden Enden dieses Gefälles der inneren Reibung ganz beliebige, doch selbstverständlich noch solche sein, innerhalb welcher noch eine Schwimmbewegung der betreffenden Organismen, welche wir in gleichmässiger Vertheilung in das Feld hineinbringen, möglich ist. Diese Schwimmvorgänge nun, welche sog. willkürliche, aber auch von beliebigen, bekannten Ursachen ausgelöst sein können, die aber für dieses Gedankenexperiment vorausgesetzt sind, werden zunächst von denjenigen Organismen am ergiebigsten ausgeführt werden können, welche an der Stelle des Feldes sich befinden, an welcher die innere Reibung dem oben postulirten

---

1) Theoretisch ist es ja möglich, dass die Gleichung der Schwimmbewegungen: Resultante aus Uebergewicht, Formwiderstand, Muskelkraft und innere Reibung = Maximum mehrere Auflösungen hat, so dass es mehrere Combinationen von Muskelkraft, Formwiderstand u. s. w. und innerer Reibung und entsprechend mehrere Werthe der inneren Reibung geben kann, welche einem Optimum resp. Maximum der Schwimmbewegung entsprechen. Praktisch allerdings scheint, wie später gezeigt werden soll, die Gleichung nur eine Lösung, d. h. auch nur einen Optimalwerth der inneren Reibung, zu haben.

Bewegungsoptimum der inneren Reibung entspricht oder aber ihm am nächsten kommt. Sobald sich ein Organismus von dieser ausgezeichneten Stelle entfernt, werden seine Bewegungen immer unvortheilhafter, langsamer vor sich gehen, während ihre Ergiebigkeit oder Schnelligkeit umgekehrt bei einer Näherung an das Optimum der inneren Reibung gesteigert wird. Diese allgemeine Richtung geschieht im Einzelnen auch für die eigentlichen Sonderbewegungen der einzelnen Schwimmorgane resp. auch an den in Bezug auf die innere Reibung des Wassers sich sicher verschieden verhaltenden Seiten des Organismus. So werden z. B. die Cilien eines im rechten Winkel zum Gefälle der inneren Reibung liegenden Infusors bei ungefährer Constanz der bewegenden Muskelkraft auf der einen Seite eine stärkere Bewegung verursachen als die der anderen Seite, da der Werth dieser inneren Reibung dem Optimum näher kommt als der der anderen Seite. In Folge dessen wird passiv, unter der Annahme einer Gleichmässigkeit des Cilienschlages, eine Drehung des Körpers resp. seiner Bewegungsbahn nach dem Optimum hin erfolgen; mit anderen Worten, die willkürlichen u. s. w. activen Bewegungen des schwimmenden Organismus werden beim Vorhandensein eines derartigen Gefälles der inneren Reibung zu gerichteten oder tropischen Bewegungen.

Dies ist mit kurzen Worten die allgemeine Theorie oder Erklärung einer nicht unerheblichen Anzahl tropischer Erscheinungen; im Einzelnen sind nun noch folgende Bemerkungen zu machen.

Wie eben gesagt wurde, kommt die Orientirung der schwimmenden Organismen zum Optimum den inneren Reibung dadurch zu Stande, dass speziell bei Paramäcium die Schwimmorgane oder die Cilien der Seite, welche dem Optimum näher liegt, am stärksten oder ergiebigsten schlagen. Hierzu ist Folgendes zu sagen: Vergegenwärtigen wir uns z. B. ein Boot, bei welchem aus irgend einem Grunde das Ruder der einen Seite stärker, ergiebiger arbeitet als das andere, so ist der Endeffect der Bootsbewegung der, dass das Boot von der Seite, auf welcher stärker gerudert wird, gerade abgetrieben wird. Specialisiren wir den Fall insofern, als wir die Ursache der ergiebigeren Ruderbewegung auf der einen Seite in einer günstigeren inneren Reibung sehen wollen, so würde also diese Drehung des Körpers gerade in der zum Optimum entgegengesetzten Richtung vor sich gehen. Wäre also die Ruderbewegung eines derartigen ciliaten Infusors wie Paramäcium identisch mit

der Ruderbewegung z. B. eines Bootes, so könnte keinesfalls eine tropische Bewegung in der Richtung zum Optimum der inneren Reibung hin in der geschilderten Art und Weise erfolgen. Vielmehr wäre das Gegentheil eine tropische Bewegung zu den Extremen von innerer Reibung, welche natürlich mit einem mehr oder weniger schnellen Untergang der Organismen verknüpft wäre, zu erwarten. Thatsächlich aber ist das Erstere, die Bewegung nach einem Mittelwerthe, wie wir weiter unten noch genauer sehen werden, der Fall, und es ist nun unsere Aufgabe, diese Endthatsache mit den Einzelheiten der Bewegung, insbesondere mit der Art und Weise des Cilienschlages, in Einklang zu bringen und fernerhin die Unterschiede zwischen der Ruderbewegung eines Bootes und der Schwimmbewegung eines derartigen Organismus aufzudecken.

Zunächst ist zu bemerken, dass bei einer z. B. nur einseitigen Bewegung der Ruderorgane in beiden Fällen, beim Boot wie beim Organismus, bei der oben näher beschriebenen Winkelverkleinerung zwischen Hebel und Körper eine doppelte Bewegung stattfindet, eine Bewegung des Ruderorgans zum Körper hin und eine Bewegung des Körpers im entgegengesetzten Sinne, so dass also das Endresultat aus zwei in entgegengesetztem Sinne verlaufenden geringeren Winkelverkleinerungen zusammengesetzt wird. Nun ist es von Fall zu Fall sehr verschieden, wie diese Einzelbewegungen sich zu einander verhalten. Bei der Bewegung eines Ruders von einem Boote ist der Winkel, welchen das Ruder bis zur Nulllage durchläuft, ausserordentlich viel grösser als der kleine Winkel, um welchem auch das Boot sich dreht, bis eine vollständige Zusammenziehung von Hebel und Körper zu Stande kommt. Dies hat seinen Grund darin, dass hier der Formwiderstand plus dem auf Bewegungen im Wasser reducirten Gewicht des Ruders viel kleiner ist als die Summe der entsprechenden Grössen des Bootes. Dies heisst z. B.: Würde man umgekehrt in einem sehr kleinen Boote und mit einem sehr grossen, etwa wie ein grosses Brett gestalteten oder auch sehr schweren Ruder einseitig arbeiten, so würde der Winkel, welchen das Boot bei der gesammten Winkelverkleinerung macht, grösser sein als der Winkel, welchen bei der Bewegung das Ruder durchläuft. Der Antheil bei der Winkelverkleinerung einerseits des Bootes, andererseits des Ruders wird also bestimmt von der Grösse des reducirten Gewichtes und insbesondere von der Grösse des Formwiderstandes beider Theile.

Ist der Formwiderstand u. s. w. des Ruders grösser als der des zu bewegenden Körpers, so rotirt der Körper um das Ruder als Centrum, ist der Formwiderstand des Ruders kleiner als der des Körpers, so geschieht das Umgekehrte. Bei einem Boote ist der Formwiderstand u. s. w. des Ruders kleiner als die entsprechende Grössensumme des Bootes, d. h. man verwendet nicht zu grosse und zu schwere Ruder; aus diesem Grunde findet bei einseitiger Ruderbewegung eine Drehung der Gesammtbewegung im entgegengesetzten Sinne des Ruderns, also um den Körper als Centrum herum, statt. Bei den hier in Frage kommenden Organismen folgt aber, da thatsächlich keine Entfernung von einem Mittelwerthe der inneren Reibung und eine verderbliche Richtungsbewegung nach den Extremen zu stattfindet, dass zunächst die Summe der Formwiderstände u. s. w. der einzelnen Cilien auf einer Seite grösser ist als die entsprechende Summe des eigentlichen Körpers, oder dass mit anderen Worten die Drehung der Gesammtbewegung bei einseitiger oder natürlich auch einseitig stärkerer Bewegung der Schwimmorgane in gleichem Sinne mit der Bewegung der letzteren, also um die Ruderorgane als virtuelles Centrum herum, stattfindet. Dass nun insbesondere der Formwiderstand der Ruderorgane bei den in Frage kommenden niederen Organismen auch thatsächlich grösser ist als der des Körpers, beweist, wenn auch nicht gerade für Paramäcien, die oben (S. 29) beschriebene Auslagemethode bei verticalen Bewegungen, bei welcher nur in Folge des geringeren Formwiderstandes der Körper schneller sank als die Schwimmhebel. Ferner lässt sich sogar bei Fischen thatsächlich beobachten, dass bei einer Winkelbewegung regelmässig die der gewählten Richtung entsprechende Flosse bewegt wird, während die andere, an der entgegengesetzten Seite befindliche Flosse angedrückt wird. Allerdings ist bei diesem Beispiel nicht zu vergessen, dass der Schwanz wenn auch nicht immer eine bewegende so doch regelmässig eine mehr oder weniger richtende Rolle bei den Schwimmbewegungen der Fische zeigt. Immerhin bleibt die erwähnte Thatsache beachtenswerth und unterstützt die eben gegebenen theoretischen Darlegungen bei niederen Organismen. — Der Vorzug dieser zweiten Art von Ruderbewegung, welche also der Bootsbewegung in gewissem Sinne entgegengesetzt ist, liegt insbesondere in der viel grösseren Empfindlichkeit der Steuerung, indem nämlich schon bei relativ geringfügigen einseitigen Aenderungen der Bewegungs-

geschwindigkeit der Ruder ziemlich beträchtliche Aenderungen in der Richtung der Gesammtbewegung hervorgerufen werden. Diese grosse Empfindlichkeit gegen Aenderungen in der Bewegung der Ruderorgane, z. B. auch in Folge von Variationen der inneren Reibung des Wassers, wird sich auch noch später, bei der Discussion diesbezüglicher Versuche, genauer zeigen.

Dies wäre also die theoretische Deutung für die Thatsache, dass bei einseitig stärkerer Arbeit der Ruderorgane bei Organismen nicht, wie auf den ersten Blick zu erwarten wäre, eine entgegengesetztsinnige, sondern eine gleichsinnige Drehung hervorgerufen wird. Vielleicht ist es gut, wenn wir noch betonen, dass die Nothwendigkeit der Existenz eines Mittelwerthes oder Optimums der inneren Reibung des Wassers für die Schwimmbewegungen eines Organismus unabhängig von den Beziehungen der einzelnen Theilvorgänge der Bewegung, der einzelnen Ruderschläge, zur inneren Reibung, bestehen bleibt, oder, dass es wieder eine Aufgabe für sich bildet, die bei der Analyse gewonnenen Einzelheiten mit dem Gesammtergebniss in Uebereinstimmung zu bringen.

Lassen wir diese Details bei Seite, so können wir sagen, dass unsere physikalische Theorie einiger tropischer Erscheinungen auf zwei Grundlagen aufgebaut ist. Damit nämlich eine derartige erfolgreiche physikalische Analyse einsetzen kann, ist es nothwendig, dass

1. die Schwimmbewegungen von Organismen in ihrer Ergiebigkeit abhängig sind von der inneren Reibung des Wassers, d. h. dass den Schwimmbewegungen ein **Optimalwerth** der inneren Reibung entspricht, und

2. dass beim Zustandekommen von Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen in vielen Fällen auch Aenderungen der inneren Reibung und zwar, was besonders wichtig ist, **continuirliche** Aenderungen der inneren Reibung des Wassers vorhanden sind.

Was nun die bisherige, insbesondere von J. Loeb ausgebildete Theorie der thierischen Tropismen anbetrifft, so ist sie der Ansicht, dass es sich hier um Reizwirkungen handelt, dass die tropischen Bewegungen also Reizbewegungen darstellen. Das hauptsächlich Gemeinsame dieser Reizerscheinungen besteht nach dieser Theorie darin, dass das die ungleiche Intensität des reizenden Factors

bei einem Reizgefälle und bei einer schiefen Orientirung des Organismus zu demselben auch eine ungleich starke Erregung der Bewegungsorgane hervorruft, die je nach dem Sinne des Tropismus zu einer Einstellung des Organismus in die Richtung des Gefälles und ferner zu einer zur Reizquelle positiven oder negativen Bewegung führt. Diese Gedankenbildung ist nun zunächst eine Theorie, d. h. in ihr ist kein a priori unprüfbarer Bestandtheil enthalten; und für die tropischen Erscheinungen vieler Organismen, insbesondere der Landthiere, hat sie auch jedenfalls viel Wahrscheinlichkeit für sich. Immerhin aber ist einmal zu sagen, dass zunächst die Hauptannahme dieser Theorie, die locale Veränderung der die Schwimmorgane bewegenden Kraft resp. des motorischen Effectes überhaupt in Folge von local stärkeren Reizen in wohl den meisten Fällen noch einer directen Bestätigung bedarf. Zweitens aber erscheint für einen Theil der tropischen Erscheinungen, nämlich für viele Richtungsbewegungen schwimmender Organismen diese Theorie nun unnöthig, da diese Erscheinungen ohne eine bisher geprüfte, wenn auch prüfbare Annahme vollständig erklärt werden können. Wenn also die Reiztheorie der tropischen Bewegungen für manche Organismen, z. B. für die Insecten, nicht nur die einzige bis jetzt vorhandene, sondern auch thatsächlich eine sehr plausible ist, so ist es doch andererseits sehr unwahrscheinlich, dass z B. Infusorien wie Paramäcium eine so complicirte, reizaufnehmende Structur der bewegenden Organe und eine für die Reiztheorie nothwendige selbständige Beweglichkeit der einzelnen Cilien zukommt. Zu gleicher Zeit hat aber diese physikalische Theorie einiger Tropismen den allein fast den Ausschlag gebenden Vorzug einer bedeutend grösseren Einfachheit. So muss z. B. bei der Reiztheorie das Vorhandensein von zweierlei den Reiz empfangenden und die Bewegung auslösenden Elementen, von positiven und negativen Bestandtheilen, zur Erklärung der Gesammtheit der tropischen Erscheinungen angenommen werden, während bei unserer physikalischen Theorie sowohl die positiven als die negativen Richtungsbewegungen bei schwimmenden Organismen (in dem hier in Betracht kommendem Umfange) durch die locale Variation nur eines Factors, der ausserdem ein physikalischer ist und ausserordentlich genau gemessen werden kann, erklärt werden können.

Ein weiterer Grund aber zur Annahme dieser physikalischen Theorie der oben bezeichneten oder besser: charakterisirten Tropismen

schwimmender Organismen liegt darin, dass wir auf Grund unserer obigen physikalischen Analyse der activen Schwimmbewegungen überhaupt gezwungen sind, bei derartigen continuirlichen Variationen der inneren Reibung uns nach den entsprechenden physikalisch nothwendigen Aenderungen der Schwimmbewegungen der Organismen umzusehen. Werden nun diese local ungleichen äusseren Schwimmbedingungen bei einer schiefen Stellung der Organismen zum Gefälle der inneren Reibung nicht durch entsprechende locale Verschiedenheiten in der Stärke des Ausschlages der einzelnen Schwimmorgane, z. B. der Cilien, compensirt — eine Annahme, die, wie gesagt, sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat —, so muss in Folge des annähernd gleichmässigen Schlagens aller Ruder und in Folge der ungleichen Ergiebigkeit dieser Schläge eine Richtungsbewegung resultiren. Die besonderen physikalischen Beschaffenheiten des Mediums können also auf keinen Fall unberücksichtigt gelassen werden, sondern müssen in irgend einer Weise eine Antwort erhalten. Allerdings nimmt der Einfluss des Mediums ab mit dem Zuwachs der anderen Schwimmfactoren, so dass der Einfluss wechselnder innerer Reibung, z. B. bei schwimmenden Wirbelthieren, Fischen sowie überhaupt bei grösseren und muskelkräftigeren Thieren eine geringere Rolle spielen wird, als bei den hier in Betracht kommenden niederen Organismen z. B. den Infusorien. Ganz indessen ist dieser Einfluss, wie später noch gezeigt werden soll, auch hier nicht zu vernachlässigen. Bei den kleinen, muskelschwachen Organismen, wie sie hier für uns besonders in Betracht kommen, spielt aber die innere Reibung, der äussere Factor, den anderen Schwimmfactoren gegenüber eine derartig grosse Rolle, dass die Antwort der Organismen auf continuirliche Gefälle derselben, wie erörtert, in einer Richtungsbewegung bestehen wird.

Untersuchen wir nun noch die Einzelheiten dieser physikalischen Theorie der tropischen Schwimmbewegungen an der Hand von concreten Beispielen. Zu diesem Zwecke haben wir die Literatur unserem oben angeführten zweiten Bestimmungssatz gemäss nach den Fällen von Tropismen schwimmender Thiere durchzusehen, bei welchen *zugleich* mit dem Vorhandensein von tropischen Bewegungen auch continuirliche Gefälle der inneren Reibung des Wassers nachzuweisen sind. Ist aber dies Letztere der Fall, so haben die obigen physikalischen Betrachtungen einzusetzen. — Wie nun schon ausgeführt wurde, gibt es zwei Factoren der inneren Reibung, welche dieselbe

variiren lassen, erstens die Temperatur und zweitens die chemische Beschaffenheit der Aussenflüssigkeit, speciell der Salzgehalt des Wassers. Dieser Umstand gibt nun ohne Weiteres auch eine natürliche Gruppirung der für uns in Betracht kommenden einzelnen tropischen Erscheinungen ab, indem wir die letzteren nämlich je nach Ursache der Aenderung der inneren Reibung, in Folge von Temperaturvariationen oder von Variationen der chemischen Beschaffenheit des Wassers in zwei Gruppen ordnen können. Dabei liegt es klar auf der Hand, dass die tropischen Erscheinungen in Folge von Temperaturvariationen sehr viel zahlreicher und mannigfaltiger sein werden als die in Folge wechselnder chemischer Beschaffenheit. Der Grund hierfür liegt vor Allem in den für Organismen viel weiteren Variationsgrenzen des ersten Factors. Insbesondere also werden wir die Erscheinungen des Thermotropismus schwimmender niederer Organismen selbst unter den geschilderten Gesichtspunkten zu analysiren haben. Weiterhin aber sind beim Studium der übrigen thierischen Tropismen fast überall mehr oder weniger merkwürdige Einflüsse wechselnder Temperatur auf die zu untersuchenden Erscheinungen gefunden worden, so dass sich weiterhin eine Besprechung einzelner Teile des Geo- und Heliotropismus anschliessen wird. Zum Schluss soll noch mit einigen Worten der chemotropischen Bewegungen gedacht werden.

A. Thermotropismus.

Die eingehendsten Untersuchungen über die thermotropischen Eigenschaften freischwimmender niederer Organismen haben wir von M. Mendelsohn[1]). Seine Versuche beziehen sich, wie eine ganze Anzahl derartiger tropischer Untersuchungen, auf Infusorien, speciell auf Paramäcium aurelia. Im Folgenden wollen wir nun einen kürzeren Auszug seiner Resultate geben, an den wir gleichzeitig die aus unserer oben nur angedeuteten physikalischen Theorie folgernden Einzelausführungen anzuschliessen beabsichtigen.

Der Grundversuch Mendelsohn's war folgender: In eine Ebonitwanne, welche in zweckmässiger Weise eine längliche, rechteckige Form besass und mittelst darunter befindlicher Heizröhren beliebig einseitig u. s. w. erwärmt werden konnte, wurde eine möglichst grosse Anzahl von Paramäcien in Wasser gebracht, welche zu

1) M. Mendelssohn, Pflüger's Archiv Bd. 60. 1895.

Beginn des Versuches eine gleichmässige Vertheilung im Gefäss resp. eine regellose Bewegung zeigten. Nun wurde auf der einen — z. B. rechten — Seite heisses Wasser durch das Heizrohr geleitet und damit die Wanne und das Wasser einseitig erwärmt. „Sehr bald war dann zu bemerken, wie das rechte Ende der Wanne sich von den Paramäcien allmählich zu entleeren begann. In dem Maasse, wie die Erwärmung der Platte fortschreitet und die Temperatur der rechten Wannenhälfte steigt, sieht man jetzt auch die Paramäcien als dichten Schwarm zum anderen kühleren Ende der Wanne eilen. Man beobachtet dann, wie sich die Paramäcien immer mehr und mehr ansammeln und ein immer dichteres Gewimmel bilden. Nach 10—12 Minuten vom Anfang der Heizung zeigt das Thermometer im rechten Ende der Wanne 38° C., im linken 26°; in diesem Moment sind schon alle Paramäcien in dem linken Ende der Wanne versammelt und bilden ein dichtes Gewimmel, welches ungefähr das linke Drittel der Wanne erfüllt. Der übrige Theil der Wanne bis zum rechten Ende ist vollkommen von Paramäcien frei."

Dieselben Richtungsbewegungen, nur im umgekehrten Sinne, treten bei der Erwärmung der linken und Abkühlung der rechten Seite ein. Bei vollständiger Abkühlung werden die Bewegungen der Paramäcien wieder so regellos wie vor Beginn des Versuchs.

Bei den genannten Temperaturen, 38° — 25 — 26°, zeigten die Paramäcien einen ausgesprochenen negativen Thermotropismus. Es lag nahe, zu untersuchen, ob etwa bei tieferen Temperaturen auch ein positiver Thermotropismus vorhanden wäre. Dies liess sich in der That feststellen und zwar in der Weise, dass durch das eine Heizrohr heisses Wasser, durch das andere aber Eiswasser geleitet wurde, so dass die Endtemperaturen der Wanne 25—26° und 10—8° waren. Wirklich zeigte sich ein positiver Thermotropismus insofern, als sich die Paramäcien zum warmen Ende hinbewegten und sich dort ansammelten.

Mendelssohn machte nun in sachgemässer Weise den Schluss, dass es zwischen den genannten extremen Temperaturen einen Mittelwerth geben müsste, welcher einem Temperaturoptimum entspräche, d. h. einer Temperatur, welcher die Paramaecien immer zustreben würden, wenn sie extremen Temperaturen ausgesetzt wären. Dieses theoretisch gefolgerte Optimum wurde nun experimentell so bestimmt, dass zunächst die beiden Enden der Wanne constant auf

die beiden extremen Temperaturen 12° und 36° gehalten wurden. „Schon nach 3–5 Minuten, nachdem das oben angegebene Temperaturverhältniss sich eingestellt hatte, sah man, wie die beiden Enden der Wanne sich zu entleeren begannen, indem die Paramäcien von beiden Seiten wegwanderten und sich in der mittleren gemässigten Zone (20—30°) ansammelten. Nach 10—15 Minuten waren schon die Meisten an einer begrenzten Stelle versammelt, wo sie ein dichtes Gewimmel bildeten. Es entsprach dies dem Orte, wo eine Temperatur von 24—28° herrschte.“ Durch Veränderung der Endtemperaturen konnte nun Mendelssohn den absoluten Werth des Gefälles wie seinen relativen verändern und damit die Ansammlung der Paramäcien verschieben. Immer aber befand sich dieselbe, wie durch das Thermometer nachgewiesen wurde, an einem Orte, an dem die Temperatur ca. 26° betrug. —

Es ist eigentlich merkwürdig, dass Mendelssohn es unterlassen hat, sich näher über den Begriff dieses Temperatur optimums zu äussern. Das Nächstliegende wäre nämlich, zu fragen, für welche Lebenseigenschaften oder -verhältnisse diese ausgezeichnete Temperatur ein Optimum darstellt. Da ist es nun ganz wesentlich, zu betonen, dass die Versuche Mendelssohn's z. B. keineswegs über das Verhältniss der Athmung, des Wachsthums oder des Stoffwechsels u. s. w. zu der Temperatur irgend welchen Aufschluss geben, obgleich ja diese Eigenschaften, wie wir von anderer Seite her wissen, ja alle in der oder jener Weise von der Temperatur abhängig sind. Alles, was wir mit Sicherheit aus den besprochenen Versuchen ziehen können, besteht nur darin, dass die Temperatur einen gesetzmässigen Einfluss auf die Bewegung der betreffenden Organismen besitzt. Geschieht nun ausserdem diese Beeinflussung in der Form eines Temperaturgefälles, so zeigt sich derselbe als ein bewegungsrichtender Factor. Aus allen genannten Beobachtungen aber können wir, um zu wiederholen, mit Sicherheit nur Schlüsse auf die Bewegungen der Organismen machen. Aus der oben geschilderten passiven Einstellung und Richtung der willkürlichen u. s. w. Bewegungen bei Constanz und Gleichmässigkeit der Einzelbewegungen der Ruderorgane folgt aber, dass diese ausgezeichnete Temperatur nichts anderem als dem für den motorischen Effect optimalen Werthe der inneren Reibung des Wassers entsprechen wird.

Zunächst können wir also feststellen, dass diese Haupterscheinungen

des Thermotropismus vollständig den Forderungen unserer oben entwickelten physikalischen Tropismentheorie entsprachen. Betrachten wir nun noch einige Einzelheiten und Nebenergebnisse der thermotropischen Untersuchungen Mendelssohn's.

Aus unseren theoretischen Ueberlegungen folgt mit Nothwendigkeit, dass die Schwimmbewegungen der Paramäcien an den Stellen der optimalen Temperatur an und für sich am ergiebigsten sind, d. h. also, dass die Infusorien in einem Wasser von 25—28° C überhaupt am schnellsten schwimmen müssen. Auch diese theoretische Forderung kann aus den Versuchen Mendelssohn's bestätigt werden, indem dieser zu folgendem Resultate gelangte: Ganz im Allgemeinen ist die Geschwindigkeit abhängig von der Höhe der Wassertemperatur. „Die Bewegung ist (aber) verlangsamt bei den Individuen, welche von sehr niedrigen (6—12° C) oder von sehr hohen Temperaturen (35—38° C) kommen. Bei 20—30° sind die Bewegungen am regsten — u. s. w.“

Ferner müssen wir noch eine etwas complicirtere von Mendelssohn beobachtete Thatsache mit unserer physikalischen Theorie in Einklang zu bringen suchen. Dies ist die von ihm beobachtete, allerdings nur innerhalb gewisser Grenzen mögliche Anpassungsfähigkeit der Paramäcien an höhere Temperaturen. Werden nämlich Paramäcien eine längere Zeit, etwa 4—6 Stunden, einer Temperatur von 36—38° C ausgesetzt (eine Temperatur, welche noch keineswegs tödtlich auf dieselben wirkt) und dann in ein Temperaturgefälle von etwa 36--24° gebracht, „so begeben sie sich nicht zum gewöhnlichen Optimum 24—28°, sondern es sammelt sich der Theil, welcher sich auf der kühleren Seite befindet, an einer Stelle, die etwa der Temperatur von 30—32° entspricht, diejenigen Individuen aber, die in dem Ende sich befinden, an dem die Temperatur 36° beträgt, bleiben dort und zeigen keinen Thermotropismus.“

Es sind in diesem Versuche nun zweierlei Dinge auseinanderzuhalten: erstens die Thatsache, dass das Optimum der reagirenden Individuen verschoben wird, und zweitens der Umstand, dass die Individuen am Ende der Wanne bei 36° überhaupt keine thermotropischen Bewegungen mehr zeigen. Was die Erklärung der ersten Erscheinung anbetrifft, so ist mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass während der längeren Zeit, welche die Infusorien in dem Wasser von 36—38° verbrachten, neben anderen, einstweilen noch unbekannten Anpassungserscheinungen auch Anpassungen in der

Bewegungsweise an die veränderte Beschaffenheit des Mediums, Verschiebungen in der Constellation der einzelnen Theilvorgänge des gesammten Bewegungsmechanismus resp. in dem Verhältniss derselben zu einander zum Zweck eines wiederum möglichst grossen motorischen Effectes stattgefunden haben werden. Im Einzelnen können diese Anpassungsvorgänge z. B. bestehen in Aenderungen der Geschwindigkeit oder Form der Wimperbewegung u. s. w. Bei Zurückversetzung unter die alten Schwimmbedingungen wird diese Anpassung insofern Ausdruck finden, als das Optimum nach der Seite der Temperatur, welcher sich die Paramäcien vorher möglichst anpassen mussten, verschoben werden wird. Zur Bestätigung dieser Erklärung könnte der analoge Versuch mit der Anpassung der Infusorien an niedere Temperaturen gemacht werden. Entsprechender Weise wäre dann hier eine Verschiebung im umgekehrten Sinne, in der Richtung zur niederen Temperatur, zu erwarten. Endlich ist es wahrscheinlich, dass sich die normale Lage des Optimums in beiden Fällen nach einem längeren Aufenthalt unter normalen Temperaturen annähernd wieder herstellen wird. Diese letzteren Fragen sind sehr leicht durch eine Fortführung der einfachen Versuche Mendelssohn zu beantworten.

Die Erklärung für die zweite Erscheinung im selben Versuche dafür, dass der Theil der Organismen, welcher sich am Ende der Wanne bei einer Temperatur von 36—38° befand, überhaupt keine thermotropischen Eigenschaften zeigte, scheint mir im Folgenden zu liegen. Es folgt, wie schon oben näher gezeigt wurde, aus der Rolle der inneren Reibung bei den Schwimmbewegungen, dass es Werthe derselben gibt, bei welchen jede beliebige Schwimmbewegung an und für sich unmöglich wird. Dies ist ohne Weiteres z. B. auch aus den Jensen'schen[1]) Versuchen über die Bewegungen von Infusorien in Gelatinelösungen zu versehen. Des Näheren aber können wir sagen, dass es zweierlei derartige extreme Werthe der inneren Reibung geben wird, die einen, welche für die Schwimmbewegungen zu klein, und die anderen, welche für dieselben zu gross sein werden. Es ist nun aber noch eine weitere Frage, ob die Variationen der inneren Reibung, welche das Wasser mit der Temperatur erleidet, innerhalb des für die Organismen noch schadlosen Intervalls genügend gross sind, so dass sie bei normalen Paramäcien eine

1) Jensen, Biol. Centralblatt Bd. 12. 1892.

Sistierung der Bewegungen zu Stande bringen. Mit anderen Worten, es muss noch festgestellt werden, ob die innere Reibung bei Temperaturen von 0° und ca. 40°, welche die Paramäcien eben noch auszuhalten im Stande sind, klein oder gross genug ist, um bei normalen Paramäcien die Schwimmbewegungen unmöglich zu machen, d. h. also, dass bei einem Temperaturgefälle von 0—30° die Infusorien an beiden Enden der Wanne angesammelt bleiben. Natürlich kann diese Frage experimentell entschieden werden; aus dem Versuchsmaterial von Mendelssohn lässt sie sich noch nicht beantworten. Anders indessen verhält es sich, wenn wir die Versuche mit nicht normalen Organismen anstellen. Denn die innere Reibung des Wassers ist ja wiederum nicht der einzige Factor, welcher die Schwimmbewegungen beeinflusst und welcher unter Umständen ein Sistiren derselben veranlassen kann; als primärer Factor ist z. B. ganz besonders die Muskelkraft, mit der die Schwimmorgane bewegt werden, zu berücksichtigen. Nun wird aber fernerhin die erste, einfachste und wahrscheinlichste Abänderung, welche die Paramäcien durch einen längeren Aufenthalt in einem für ihre Schwimmbewegungen (welche ja auch noch zu vielen anderen Zwecken: Athmung, Nahrungserwerb, Fortpflanzung u. s. w., zu dienen haben und darum nicht unterlassen werden können) ungünstigen Wasser erleiden werden, in einer allgemeinen Ermüdung bestehen. Dies heisst aber unter Anderem, die Componente zur Erzeugung eines motorischen Effectes, welche durch die bewegende Kraft der Cilien gebildet wird, wird durch den Aufenthalt in einem ungünstigen Medium allmählich herabgesetzt werden. Zu gleicher Zeit aber wird mit dieser Erniedrigung auf der einen Seite eine Erhöhung des Einflusses des anderen variablen Factors, der inneren Reibung, hervorhervorgerufen. Oder aber, die Werthe der inneren Reibung, welche eine Schwimmbewegung überhaupt unmöglich machen, werden bei derartigen geschwächten Organismen näher zum Optimum liegen oder überhaupt absolut geringer sein. Desswegen ist es bei derartig behandelten Paramäcien in den Versuchen von Mendelssohn möglich, dass sich eine Ansammlung von unfähigen und schwachen Organismen schon bei einer Temperatur resp. inneren Reibung, bei welcher in den Versuchen mit normalen Paramäcien thermotropische Bewegungen noch vorhanden waren, bilden konnte. — Der Theorie entsprechend wäre ebenfalls weiter zu erwarten, dass dieselbe Reactionslosigkeit zunächst auch bei einer Temperatur stark

unterhalb des Optimums bei denselben, durch Wärme geschwächten Individuen einträte, und dass weiterhin auch eine Schwächung der Paramäcien durch längeren Aufenthalt in sehr kaltem Wasser zu den analogen Resultaten führte. Dabei ist es keineswegs nöthig, dass die untere Sistirungstemperatur denselben Abstand vom Optimum besitzt wie der obere entsprechende Werth, da der Einfluss der inneren Reibung auf den motorischen Effect, wie aus den obigen Ausführungen zu ersehen ist, keineswegs ein einfacher z. B. — linearer — Factor ist. Alle diese Folgerungen und anschliessenden Probleme der physikalischen Theorie der tropischen Schwimmbewegungen derartiger Organismen aber können mit denselben relativ einfachen Mitteln, wie sie von Mendelsohn angegeben und angewendet wurden, geprüft und erledigt werden.

B. Geotropismus.

Schreiten wir nun zur näheren Analyse einiger geotropischer Erscheinungen. Wir stellten oben den Satz auf, dass nur diejenigen tropischen Schwimmbewegungen für eine physikalische Analyse angreifbar erscheinen können, bei welchen gleichzeitig mit ihrem Zustandekommen auch Aenderungen und zwar continuirliche Aenderungen der inneren Reibung des Wassers vorhanden sind. Ueberlegen wir uns also zunächst, ob und in welcher Weise derartige parallele Erscheinungen bei geotropischen Bewegungen vorkommen können. Vorher aber ist es nöthig, noch Einiges über den Begriff des Geotropismus selbst voranzuschicken.

Der Geotropismus äussert sich bei freischwimmenden Organismen bekanntlich darin, dass die letzteren sich in der Richtung der Schwerkraft bewegen, und zwar im gleichen oder entgegengesetzten Sinne zu derselben, in positiver oder negativer Richtung. Was nun die Ursachen dieser Elementarerscheinungen des Geotropismus anbetrifft, so lautet die herrschende Theorie bekanntlich dahin, dass diese Bewegungen ebenfalls, wie z. B. die thermotropischen Bewegungen, Reizbewegungen sind. Dies will soviel heissen, als dass durch einen local ungleichen, wenn auch nur minimal ungleichen Druck an den verschiedenen Körperstellen des Organismus ein Reiz ausgeübt wird, welcher eine locale Veränderung in den Muskelelementen der einzelnen Bewegungsorgane derart hervorruft, dass eine entsprechende locale Beschleunigung oder Verlangsamung derselben, im Ganzen aber eine Orientirung des Organismus zu

Stande kommt. Es soll nun im Folgenden unentschieden gelassen werden, ob diese „Reiztheorie“ des Geotropismus freischwimmender Organismen zu Recht besteht, oder ob eine physikalische Theorie, deren Hauptstütze eine ausgezeichnete Berücksichtigung resp. eine ausgezeichnete Lage des Schwerpunktes der betreffenden Organismen wäre, Platz zu greifen hat. Es ist für die folgenden Analysen gleichgültig, wodurch diese Richtungsbewegungen zu Stande kommen, falls sie nur überhaupt in der geschilderten Art und Weise vorhanden sind.

Unter den Fällen, bei welchen zugleich mit geotropischen Bewegungen besondere Verhältnisse der inneren Reibung des Wassers verknüpft sind, können wir wieder zwei Gruppen unterscheiden. In die eine gehören die geotropischen Erscheinungen mit Berücksichtigung der Temperatur, in die andere diejenigen, bei welchen der Einfluss der chemischen Beschaffenheit des Mediums in Betracht au ziehen ist. Für beiderlei Complexe finden sich in der Literatur Beispiele. Beginnen wir mit der Betrachtung der geotropischen Erscheinungen unter dem Einfluss der Temperatur.

Hierfür, sowie für die meisten folgenden Ueberlegungen, finden sich Beispiele in den Untersuchungen von P. Jensen[1]) über den Geotropismus niederer Organismen. Wir wollen darum im Folgenden statt in chronologischer Reihenfolge zweckmässiger Weise an den Beispielen dieser ausführlichsten, für uns in Frage kommenden Arbeit beginnen und an den entsprechenden Stellen die anderweitig in der Literatur zerstreuten Angaben mittheilen.

Jensen konnte z. B. bei Paramäcien einen ausgesprochenen negativen Geotropismus feststellen derart, dass sich die Organismen in einer vertical gestellten Röhre nach ziemlich kurzer Zeit am oberen Ende derselben dicht ansammelten. Diese Grunderscheinung des Geotropismus freischwimmender Organismen erwies sich nun als abhängig von der Temperatur. „An sehr heissen Tagen blieb (nämlich) die typische Ansammlung der Thiere am oberen Röhrenende aus, während dieselben sich fast sämmtlich im unteren Abschnitte aufhielten.“ Genauere Versuche über den Einfluss von höheren Temperaturen auf diesen negativen Geotropismus sind von Jensen nicht angestellt worden; immerhin aber glaube ich schon jetzt mit grösster Wahrscheinlichkeit diesen die Reaction hindernden Einfluss steigen-

1) P. Jensen, Pflüger's Archiv Bd. 53.

der Temperatur auf eine Abnahme der inneren Reibung und damit auf eine durch diese hervorgerufene Verschlechterung der Schwimmbedingungen der Paramäcien nach aufwärts zurückführen zu können. Sehr bemerkenswerth ist dabei das Nebenresultat, dass das Optimum der inneren Reibung für Horizontalbewegungen keineswegs identisch ist mit dem Optimum der inneren Reibung für Verticalbewegungen, dass vielmehr, der schon oben hervorgehobenen grösseren Wichtigkeit des Uebergewichtes bei Verticalbewegungen entsprechend, das Optimum der inneren Reibung für Verticalbewegungen bei tieferer Temperatur liegen resp. selbst absolut höher sein wird. Denn es ist wohl nicht anzunehmen, dass die Temperatur des Wassers an den „heissesten" Tagen mehr als ca. 28° C. betragen haben wird, so dass die innere Reibung den Werth des Horizontaloptimums schon überschritten und aus diesem Grunde die geotropische Erscheinung verhindert hätte.

Ausführlichere Versuche scheint Sosnowki über die Abhängigkeit des Geotropismus niederer freischwimmender Organismen von der Temperatur gemacht zu haben; doch habe ich von seiner Arbeit nur durch das Citat Verworn's (Allgem. Physiologie 3. Aufl. S. 467) Kenntniss, das Original selbst habe ich mir vergeblich zu beschaffen gesucht.

Was nun den Einfluss niedriger Temperaturen auf die geotropischen Erscheinungen anbetrifft, so finden sich auch hierüber einige Angaben in der Literatur. Zunächst gibt Aderhold[1]) an, das Euglena und Chlamydomonas im Winter noch bei ca. 0° geotropische Reactionen zeigten. Dieser Angabe widersprechen aber Beobachtungen von Schwarz[2]) und Strassburger[3]), von denen der Erste fand, dass der negative Geotropismus derartiger Organismen schon bei + 5—6° aufhörte, der Andere aber beobachtete, dass die negative Geotaxis der Schwärmer von Chilomonas curvata überhaupt bei niederer Temperatur abnahm. Endlich aber gibt auch Massart[4]), der modernste Autor in diesem Gebiete, gleich Schwarz

1) Aderhold, Jena'sche Zeitschr. f. Naturwissensch. 1888.

2) Schwarz, Sitzungsberichte der Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. 2 Heft 2. 1884.

3) Strassburger, citirt nach Schwarz, S. 69.

4) Massart, Bull. de l'acad. roy de Belgique 3me série tom. 22. 1891.

und entsprechend Strassburger an, dass die negative Geotaxis von Infusorien bei + 5—7° C. aufhört, so dass die Beobachtung Aderhold's als erste und einzige drei anderen gegenüberstehend stark an Wahrscheinlichkeit verliert. Diese drei letzteren Angaben stimmen aber durchaus mit den Forderungen unserer physikalischen Theorie überein, nach der ein extrem hoher Werth der inneren Reibung ebenso wie ein extrem niedriger derselben einen lähmenden Einfluss auf jederlei Schwimmbewegungen besitzen muss.

Endlich sei noch zweier Erscheinungen, welche Jensen beobachtete und bei welchen insbesondere auch die chemische Beschaffenheit des Mediums eine Rolle spielt, im Anschluss an die



Fig. 8 (nach Jensen).

Besprechung geotropischer Vorgänge gedacht. Jensen stellte fest, dass sich Uvostyla in einer 0,5 %igen Gelatinelösung, statt einen negativen Geotropismus zu zeigen, nach einiger Zeit gleichmässig vertheilte. Bei einer Lösung von 0,8 % aber wurde das Gebiet der Infusorien, wie obenstehende Figur erläutert, nur um ein Geringes nach beiden Seiten hin erweitert. Ich glaube nun, dass die innere Reibung der 0,5 %igen Gelatinelösung ungefähr einem Optimum für den motorischen Effect der Urostyla entsprochen haben wird, und dass aus diesem Grunde eine Verwischung des Geotropismus und eine gleichmässige Vertheilung zu Stande gekommen sein wird. Bestärkt wird diese Vermuthung durch die zweite Beobachtung, welche besagt, dass bei einer etwas stärkeren inneren Reibung, bei einer Gelatinelösung von

0,8 % alle activen Schwimmbewegungen überhaupt eingeschränkt wurden.

Die zweite Beobachtung Jensen's bezieht sich darauf, dass bei den negativ geotropischen Ansammlungen am oberen Ende der Röhren sich regelmässig ein gleichsam spiegelbildlicher Meniscus zeigte (siehe Fig. 8), welcher die Grenze der Verbreitung der Infusorien angab. Eine analoge Freilassung der äussersten Schichten eines Wasservolumens zeigte sich auch in Tropfen, welche Infusorien enthielten (Fig. 9). Den Grund für diese Erscheinungen sahen sowohl Jensen wie Massart, welch Letzterer einen Theil dieser Beobachtungen bestätigen konnte, in der wenn auch nur minimalen Differenz des Salzgehaltes und der Temperatur der oberflächlichen Schichten mit dem eigentlichen Wasservolum. In der



Fig. 9 (nach Jensen).

That gewinnt diese Annahme sehr an Wahrscheinlichkeit durch Versuche, welche ergaben, dass in beiden Fällen der besprochene Effect in der feuchten Kammer ausblieb. Die Art und Weise aber dieses Einflusses höherer Salzconcentration oder niederer Temperatur lässt sich nach diesen Versuchen nur so deuten, dass in gleichsinniger Wirkung hierdurch die innere Reibung des Wassers an dieser Stelle erhöht und damit eine gewisse Unzugänglichkeit dieser Schichten ausgebildet wurde. Indessen möchte ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass diese theoretischen Anschauungen zum beträchtlichen Theil noch eine experimentelle Prüfung beanspruchen.

Wie oben angedeutet wurde, hoffe ich in einer nächsten Arbeit weitere tropische Erscheinungen freischwimmender niederer Organismen, insbesondere auch heliotropische, unter den oben entwickelten allgemeinen und physikalischen Gesichtspunkten erörtern

zu können. Da aber innerhalb der heliotropischen Vorgänge selbst meines Erachtens nach einige Betrachtungen pro domo anzustellen sind, ehe eine derartige physikalische Analyse einzusetzen vermag, so ergab sich eine gewisse Isolirung dieses wohl wichtigsten und mannigfaltigsten, aber auch complicirtesten Gebietes tropischer Erscheinungen von selbst. Zum Schlusse soll sich eventuell eine kleine Nachlese anderer tropischer Vorgänge, z. B. chemotropischer, anschliessen.

Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzirung im Bienenstaat.

(Ein Beitrag zur Vererbungsfrage.)

Von

Ferd. Dickel, Darmstadt.

(Mit 1 Textfigur.)

a) Einleitung.

Im Hinblick auf die enorme Ausdehnung einer jeden naturwissenschaftlichen Disciplin halte ich mich nicht zu der Annahme berechtigt, dass Physiologen von Beruf den „Anatomischen-“ oder „Zoologischen Anzeiger“ lesen, welche sich beide schon mit der zu besprechenden Angelegenheit befasst haben. Ich muss daher zunächst die leitenden Gesichtspunkte, wenigstens mit Bezug auf den Hauptpunkt der nachfolgenden Ausführungen, dadurch zu präcisiren suchen, dass ich denselben eine kurzgefasste historische Skizze vorausgehen lasse. Es handelt sich in der Hauptsache um den empirischen Nachweis des Befruchtetseins normaler Drohneneier im Gegensatz zu der bisher als richtig angenommenen Behauptung, dieselben seien unbefruchtet.

Der grosse Natur- und Bienenforscher Réaumur sprach seiner Zeit auf Grund der von ihm beobachteten Thatsachen des Bienenlebens in folgerichtiger Ableitung die Ansicht aus: Die Mutterbiene einer Honigbienenkolonie ist befähigt, dreierlei verschieden beschaffene Eier abzulegen, denn aus denselben entwickeln sich dreierlei, sowohl hinsichtlich der Organe wie der Triebe, durchaus von einander abweichende Thierformen. Die Arbeitsbienen, welche die dreierlei Zellenformen errichten, in denen sich diese dreierlei Thierformen entwickeln, müssen auf irgend welchem Wege aber wissen können, wieviele Eier jeder Art die Mutterbiene legen kann, und wann sie dieselben legen will, denn sie errichten immer die entsprechenden

Zellenformen zur rechten Zeit in derjenigen Anzahl, wie sie die Mutterbiene besetzen will.

Dieser logisch durchaus richtige, weil durch Thatsachen gestützte Schluss musste solange als einwandfrei zu Recht bestehen, als man nicht durch andere Thatsachen des Bienenlebens das Irrige desselben nachweisen konnte.

Der Nachweis der Irrigkeit desselben war dem ausgezeichneten deutschen Bienenforscher Schirach vorbehalten. Er zeigte durch den Versuch, dass die Arbeiter der Bienenkolonie zu allen Zeiten des Jahres befähigt sind, aus jeder Arbeiterlarve, die in einer noch offenen Zelle lagert, eine Mutterbiene heranbilden zu können. Damit war die Annahme einer verschiedenen Veranlagung der Eier für Arbeiter und Mutterthiere hinfällig geworden.

Ungefähr zur selben Zeit entdeckte der Bienenbeobachter Riem die Fähigkeit der begattungs**unfähigen** Arbeiter, unter gestörten, krankhaften Zuständen ebenfalls Eier produciren zu können. Aus solchen Eiern gehen jedoch, wie ganz ausser Zweifel feststeht, unter allen in der Bienenkolonie möglichen Verhältnissen, stets nur männliche Bienenformen hervor. Hierzu gesellte sich die weitere Erfahrung, dass auch die nicht zur Begattung gelangende Mutterbiene, wenn sie nach langer Zeit dennoch in die Eierlage eintritt, sich also abnorm entwickelt hat, ebenfalls nur Eier producirt, die unter allen Umständen Männchen ergeben. Ferner wurde in jener Zeitperiode das Receptaculum seminis der Insectenweibchen entdeckt, und auf Grundlage dieses gegebenen Beobachtungsmaterials stellte nun der Bienenwirth Dzierzon im Jahre 1845, gestützt auf die hervorgehobenen Erscheinungen krankhafter Zustände in der Bienenkolonie, die ebenso befremdende wie inconsequente Hypothese auf:

Die Mutterbiene der Bienenkolonie ist befähigt, das Geschlecht der Nachkommen zu bestimmen, indem sie Eier von **zweierlei** Beschaffenheit zu legen vermag. Die Drohneneier bedürfen der Befruchtung nicht, und die Eier, aus denen Männchen entstehen sollen, entzieht sie dem Einfluss des Samenhalters. Lässt die Mutterbiene jedoch die Besamung der Eier zu, so entstehen aus ihnen Arbeitsbienen und in deren vollkommener Ausbildung Mutterbienen.

Den Beweis für die Zulässigkeit dieser Annahme blieb Dzierzon bis auf den heutigen Tag schuldig, da er Versuche mit den Bienen zu diesem Zweck niemals angestellt hat. Die einzige Stütze für seine Ansicht glaubte er durch die Erscheinungen bei Kreuzungs-

versuchen zwischen italienischen, gelben und deutschen, dunkelgefärbten Bienen gewonnen zu haben.

Nach seinen Angaben wies die Kreuzung zwischen italienischen Müttern und deutschen Drohnen, oder umgekehrt, zwischen deutschen Müttern und italienischen Männchen, stets nur Männchen von der Farbe der Mutter auf, während die Arbeitsbienen hinsichtlich der Färbung die Kreuzungsmerkmale beider Eltern trugen. Allein schon damals traten Bienenwirthe, wie u. a. der als genauer Bienenbeobachter hochgeschätzte O. Rothe, dieser Behauptung entgegen. Letzterer schreibt bereits in „Bienenzeitung" 1856, S. 55, u. a. „Dzierzon sagt, dass alle italienischen Mütter, gleichviel ob echte oder Bastarde, bei ihm auch nur italienische Drohnen hervorgebracht. Bei mir war dies nicht der Fall," und nun folgten die Belege.

Dzierzon muss indessen selbst entgegengesetzte Erfahrungen gemacht haben, denn im „Bienenfreund" führte er zu jener Zeit aus: „Kann vielleicht, wenn auch das samengefüllte Bläschen dem Ei den Lebenskeim zu der Drohne nicht einpflanzt, doch ein gewisser Anhauch davon auf die Art und Farbe bestimmend wirken." Die Beweise gegen die Richtigkeit der Dzierzon'schen Behauptung häuften sich immer mehr, und verweise ich besonders auf die Ausführungen von Perez[1]) und John Lowe[2]).

Die gleichen widersprechenden Versuchsergebnisse habe auch ich schon bei meinem allerersten Versuche erzielt. Mulot und ich stellten durch zu vielen Dutzenden angestellte Versuche ferner das bemerkenswerthe Resultat fest, dass man in ausserordentlich zahlreichen Fällen unter den Arbeitsbienen der ersten Kreuzung zwischen italienischen Weibchen und deutschen Männchen, auch bei genauestem Vergleich, Färbungsabweichungen vom italienischen Typus überhaupt nicht nachweisen kann. Wohl aber kann man die stattgehabte Kreuzung in zahlreichen Fällen dieser Art durch sorgfältigen Vergleich der Drohnen constatiren.

Beachtenswerth ist ferner die auch jedem Handelsbienenzüchter

---

1) Perez, Sur la poute de l'abeille mère et la théorie de Dzierzon. Compt. rend. Ac. Soc. tom. 87 Nr. 11 p. 408—410. Ferner: Sur la poute de l'abeille mère et la théorie de Dzierzon. Ann. Scienc. Nat. (6) tom. 7 Art. 18 (p. 22).

2) Observations on Dzierzons Theory of Reproduction in the Honney-Bee; in Transact. of the Ent. Soc. of London vol. 5 Art. 24. p. 547—562. 1865—67.

bekannte Erscheinung, dass man auf derselben echt italienischen Brutwabe zu gleicher Zeit in demselben Stock Mutterbienen von der allerverschiedensten Färbung: vom feinsten italienischen Gelb der italienischen bis zum tiefsten Schwarz der deutschen Bienenweibchen, erzielt.

Nichtsdestoweniger gilt diese durch Reihen von Erfahrungsbeweisen längst widerlegte Ansicht Dzierzon's in maassgebenden zoologischen Fachkreisen dennoch als über allen Zweifel erhaben. Sie gilt desshalb als sicher erwiesen, weil im Jahre 1855 v. Siebold durch seine Bieneneistudien zu Seebach, mittels einer heute nicht mehr üblichen Quetschungsmethode, in Eiern, aus Bienenzellen entnommen, Sperma auffand, solches aber nicht entdeckte in Eiern, welche Drohnenzellen entstammten.

Als ich jedoch in der „Nördlinger Bienenzeitung“ 1897 S. 249, den Nachweis erbrachte, dass nach heutiger Kenntniss der Entwicklungsvorgänge im Ei jene Untersuchungen der beweisenden Kraft ermangeln, da die nicht conservirten, untersuchten Eier aus Drohnenzellen nach v. Siebold's eigenen Angaben ein Alter von etwa 12 Stunden hatten, da wurde Weismann auf meine in genannter Zeitschrift veröffentlichten Versuchsergebnisse aufmerksam, welche die Annahme unabweisbar machten:

Die begattete Mutterbiene legt nicht Eier von dreierlei noch zweierlei, sondern nur solche von einerlei Beschaffenheit, d. h. befruchtete Eier, in alle Zellen ab.

Die Ursache, wesswegen aus den einen Eiern Arbeiter, aus anderen Drohnen und aus noch anderen richtige Weibchen entstehen, liegt nicht in der Mutterbiene, sondern in Beeinflussungen, welche die abgelegten Eier von Seiten der Arbeiterinnen erfahren.

Dies schien mir aus den weiter unten angeführten Versuchen, die sich in letzter Zeit noch sehr vermehrt haben, hervorzugehen.

Weismann hatte die Güte, mich zur Einsendung von 4—5 Eiern zu veranlassen, und hoffte damit den Beweis der Richtigkeit meiner Annahme zu erbringen. Er veranlasste seine Schüler Paulcke und Petrunkewitsch zur Vornahme dieser Untersuchungen. Aus den 4—5 Eiern wurden aber im Laufe zweier Jahre fast ebenso viele Tausende, die allmählich nach Freiburg wanderten, und das Endergebniss lautete: „Die von der Königin

in die Drohnenzellen abgesetzten Eier sind immer unbefruchtet."[1])

Nach den Befunden Petrunkewitsch's tritt in den Eiern, welche Arbeiterinnen ergeben, immer eine deutliche Spermastrahlung auf; sie fehlt dagegen in den Eiern, welche Drohnenzellen entnommen sind. Hieraus schliesst er, dass nur in die Arbeiter- und Mutterbieneneier Samenfäden eindringen, dass aber die Drohneneier unbefruchtet seien. Nun ist aber nach Petrunkewitsch's eigener Aussage das Spermakorn so klein, dass es von anderen Pünktchen im Ei nur dann unterschieden werden kann, wenn es von einer Strahlung umgeben ist. Der Schluss, dass in den Drohneneiern kein Sperma eingedrungen sei, ist also nicht bindend. Da über die Bedeutung der Strahlung die Ansichten noch auseinandergehen, so besteht die Möglichkeit, dass die Drohneneier gerade so gut befruchtet sind wie die übrigen Eier, dass aber die Strahlung aus irgend welchen Gründen ausbleibt.

Die Morphologen, denen das Mikroskop als letzte Instanz gilt, scheinen die Frage nach der Geschlechtsentstehung bei den Bienen seit Erscheinen der Arbeit Petrunkewitsch's endgültig als erledigt anzusehen. Ebenso verhält es sich mit der Mehrzahl der Bienenforscher und Bienenwirthe, welche so von der Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre eingenommen sind, dass sie sich, mit wenigen Ausnahmen, guten Gründen vollkommen verschliessen. (Auf die von Dzierzon in der „Leipziger Bienenzeitung" 1898 mir gegenüber erhobenen Einwände einzugehen, verzichte ich.)

Nach meiner Meinung kann die Entscheidung in dieser theoretisch so wichtigen Frage durch's Mikroskop nicht erbracht werden, sondern nur durch experimentelle Untersuchungen. Ich habe mich daher entschlossen, meine, mir durchaus die Richtigkeit meiner Ansicht beweisenden Experimente[2]) hier in der Hauptsache zusammen zu stellen und dem Urtheil der Physiologen zu unterbreiten.

b) Ausführung.

Seit Anerkennung der Dzierzon'schen Entwicklungslehre der Bienenwesen hat man sich daran gewöhnt, die Arbeitsbienen als

---

1) Petrunkewitsch, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zoologische Jahrbücher Bd. 14 S. 603. 1901.

2) Ein Theil meiner Versuche ist von den Herren Petilliot (Heiligenwald), Mulot (Darmstadt), Meyer (Gadernheim), Heck (Duderod), Hensel (Hirzenhain), und N. Ludwig (Biewer) mit Erfolg nachgeprüft worden.

verkümmerte Weibchen zu betrachten. Nichts ist aber verkehrter als das, denn diese Auffassung schliesst gleichzeitig die Vorstellung mit ein, bei der Arbeiterin seien die Eigenschaften des Weibchens graduell weniger entwickelt. Dem gegenüber muss hervorgehoben werden, dass die Arbeitsbiene ein ganz anderes Thier mit völlig anderen, ja, gerade entgegengesetzten, scharf ausgesprochenen Trieben ist, ausgerüstet mit Organen, die trotz ihrer Unentbehrlichkeit für die Colonie dem Weibchen theilweise sogar gänzlich mangeln.

Ohne auf die Anatomie der Biene eingehen zu wollen, muss ich doch hier auf einige besonders in die Augen fallenden Unterschiede hinweisen.

Die Mutterbiene besitzt zwar, wie die Arbeiterin, einen Rüssel, aber nur von etwa halber Länge, wie von weniger complicirtem Bau, der erfahrungsgemäss zum Einsammeln von Nektar aus den Blüthen untauglich ist.

Die Arbeiterin ist ausgestattet mit den so charakteristischen Sammelapparaten für Blüthenstaub. Die Mutterbiene besitzt weder eine Spur von „Sammelkörbchen“ noch „Pollenbürsten“ an den Schienen des dritten Fusspaares. Sie ist zum Einsammeln von Blüthenstaub unfähig.

Die Existenz der Bienencolonie ist bekanntlich an die Fähigkeit der Wachsproduction gebunden. Zu dem Zweck haben die Arbeiterinnen besondere Apparate an den Bauchringen des Hinterleibs. Die Mutterbiene aber hat die „Wachstaschen“ der Arbeiter nicht. An der gleichen Körperstelle zeigt sie Verhornungen, und sie ist daher zur Wachsproduction unfähig.

Die Mutterbiene besitzt zwar dieselben Kopf- und Brustdrüsen wie die Arbeiterin, allein sie functioniren bei ihr zum Theil wenig oder gar nicht, während sie bei der Arbeiterin weit vollkommener ausgebildet sind und kräftig functioniren[1]) u. s. w. u. s. w.

Haben wir in der Arbeitsbiene somit ein durchaus anderes Thier vor uns, so werden wir, gegenüber den heutigen Vorstellungen über Wesen und Bedeutung der Chromosomen als Vererbungsträger, auf die Annahme hingewiesen, diese Eigenschaften der Arbeiterinnen seien Erbstücke ihrer Väter, der Drohnen. Das ist aber unzutreffend, denn die betreffenden Körperorgane und dadurch bedingten Triebe

---

1) Schiemenz, Ueber Speicheldrüsen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. 38, Jahrg. 1883.

der Arbeiter mangeln auch ihnen gänzlich. Daher bereiten uns denn die Bienen nicht unerhebliche Verlegenheiten, so bald wir versuchen, die bei ihnen vorliegenden Thatsachen vom Standpunkt der heute herrschenden Anschauungen aus zu beurtheilen.

Treten wir zu diesem Zweck den Thatsachen des Bienenlebens näher.

Einer Bienencolonie, welche ausschliesslich Arbeitsbienen in den entsprechenden Zellen heranbildet, die also weder brutbesetzte Mutter- noch Drohnenzellen in Pflege hat, nehme man die Mutterbiene weg. Dieser Störungseingriff hat nach einiger Zeit grosse Unruhe der Thiere und damit Wärmeerhöhung im Stock zur Folge. Das nur vorhandene Ei- und Larvenmaterial für Arbeiterinnen wird von nun ab zum Theil nach anderen Richtungen hin beeinflusst. Den Erfolg constatire man nach etwa zehn Tagen.

Man wird dann in den allermeisten Fällen neben und zwischen regelrecht verschlossenen Arbeiterzellen auch einige, nach abwärts gerichtete, der Eichel ähnliche Zellen bemerken. Die einliegenden Larven entwickeln sich erfahrungsgemäss zu echten Mutterbienen. Aber noch mehr. In vielen Fällen wird man auch einige, die Höhe von geschlossenen Arbeiterzellen überragende, geschlossene Zellen vorfinden. Eine Erscheinung, die vor Wegnahme der Mutterbiene im ganzen Stock nicht zu constatiren war. Diese Zellen enthalten — Drohnen, die für die Regel zierlicher gebaut sind, als die in Drohnenzellen heranwachsenden.

Nachdem ich auf diese Erscheinung aufmerksam gemacht hatte, wurde dieselbe durch zahlreiche, zuverlässige Bienenwirthe anderwärts als richtig bestätigt. Diese Drohnen müssen aber aus Material entstanden sein, aus dem sich bei normaler Weiterentwicklung Arbeiter gebildet hätten, denn der aufmerksame Blick in die nicht geschlossenen Zellen belehrt uns darüber, dass nach dem Abgang der Mutterbiene andere Eier in der Kolonie nicht abgelegt wurden. Nur in sehr seltenen Fällen bemerkt man unter solchen Umständen nach zehn Tagen schon einige Eier, die von den Arbeitern selbst herrühren. Allein sie können die Herkunft der erzielten Drohnen als Producte aus Eiern der weggenommenen Mutterbiene absolut nicht in Frage stellen.[1])

1) In weiterer Ausführung werde ich eine Modification dieses Verfahrens vorbringen und besprechen, welche die hier schon festgestellte Erscheinung in noch weit auffallenderer Weise zur Darstellung bringt.

Diese Thatsachen des Bienenlebens, welche die Gegner meiner Anschauungen durch alle möglichen Wendungen und Drehungen wegzuleugnen suchen, belehren uns aber dahin:

Vom Standpunkt der Bienenforschung aus ist die Anschauung nicht richtig, dass der Charakter der Nachkommenschaft durch die Befruchtung an sich fest bestimmt wird.

Bieten uns nun auch die dargelegten Erscheinungen wohl keinen directen Anlass, an der Richtigkeit der Anschauung zu zweifeln, was in den beiden Keimpunkten nicht vorgebildet sei, das könne auch als Eigenschaft der Nachkommen nicht in die Erscheinung treten, so will mir dennoch die heutige Auffassung nach dieser Richtung hin als ein starrer Ausdruck logischer Consequenzen erscheinen, der sich mit dem Fluss im Werdeprocess, mit der hervorgehobenen Umbildungsfähigkeit der Embryonen in Bienenzellen, nicht wohl in Einklang bringen lässt.

Die zunächstfolgenden Versuche sollen dazu dienen, Anhaltspunkte zu gewinnen zur Beurteilung des Verhältnisses, in welchem die Arbeitsbienen zu den Geschlechtsthieren der Bienencolonie stehen.

Versuch I.

In ein bienen-, nicht luftdicht verschliessbares, mit ausreichend Honig und Blütenstaub in Bienenwaben ausgerüstetes Kästchen, bringe man nebst einer Mutterbiene 150 bis 200 Arbeitsbienen und bewahre dasselbe in einer Durchschnittstemperatur von 10 bis 15 ° C., möglichst im Dämmerlichte, auf. Unter diesen Bedingungen werden die Thiere Monate lang am Leben erhalten und Wochen lang selbst dann, wenn sie öfter wechselnden Temperatureinflüssen ausgesetzt werden. Auch eintretende Brutpflege ändert das Resultat im Wesentlichen nicht ab.

Versuch II.

Derselbe weicht von I nur darin ab, dass man Waben reicht, welche nur Honig und keinen Blütenstaub enthalten. Das Ergebniss fällt im Ganzen so aus wie bei Versuch I. Legt jedoch das Mutterthier Eier ab, und die Bienen pflegen sie, so gehen sie weit eher zu Grunde. Für die Regel zehren sie die Eier jedoch auf und ebenso die Larven nebst ihrer Futtersubstanz, wenn bald nach Beginn des Versuchs wirklich einige zu Stande kamen. Nach dem Aufzehren der Eier und Larven legt das Mutterthier nur noch selten oder gar nicht mehr.

Versuch III.

Unter gleichen Bedingungen wie Versuch I bringe man 150 bis 200 Arbeitsbienen mit einigen Bienenmännchen zusammen. Die Arbeitsbienen werden sich namentlich bei höherer einwirkender Temperatur zwar sehr erregt zeigen, und in Folge hiervon gehen oft mehrere bald zu Grunde, allein im Ganzen ist der Erfolg dem von Versuch I gleich. Auch die Männchen bleiben lange am Leben.

Versuch IV.

Wieder unter den angegebenen Bedingen von Versuch I sperre man ein Bienenweibchen mit 150 bis 200 Bienenmännchen zusammen. Die Thiere zeigen in ihrem Verhalten keinerlei auffallende Erregungen. Allein oft schon nach Stunden finden wir einzelne tot, sicherlich aber die ganze Gesellschaft nach 3×24 Stunden. Bei dieser Gelegenheit kann man beobachten, dass Weibchen und Männchen zwar Honig aus den Zellen aufnehmen können, nicht aber auch Blüthenstaub zu verzehren vermögen, auf den sie, wie es scheint, überhaupt nicht reagiren.

Vergleichen wir zunächst Versuchsergebniss II und IV mit einander, so geht daraus vor Allem hervor: Die im Honig enthaltenen Kohlehydrate und geringen Mengen von Eiweissstoffen reichen zwar aus zur Erhaltung des Lebens der Arbeitsbiene an sich und der von ihnen gefütterten Mutterbiene, nicht aber auch zur Erhaltung des Lebens der Geschlechtsthiere ohne Mitwirkung der Arbeiter. Männchen und Weibchen zehren Honig, sterben aber dennoch sehr bald. Ihre Organisation ist auf Aufnahme chemisch anders zusammengesetzter Verbindungen eingerichtet, die sie aber selbst nicht zu produciren vermögen, weil sie zur Aufnahme von Blüthenstaub unfähig sind.

Die Geschlechtsthiere der Honigbiene sind somit auf Darreichung solcher Verbindungen angewiesen, wie sie im Körper der Arbeitsbienen erzeugt und mittelst deren Mundtheile ihnen zugeführt werden.

Welcher Art sind nun diese Verbindungen?

Zunächst lehrt Versuch IV überzeugend, dass die landläufige Ansicht irrig ist, als ob es sich beim Füttern der Mutter- durch die Arbeitsbiene um Uebertragung von Honig handle. Vermag doch der Honig nicht einmal deren nacktes Leben zu erhalten, um wieviel weniger die erstaunlichen Lebensleistungen der Mutterbiene an Eierproduction zu bewirken. Wohl aber müssen die Uebertragungssubstanzen solche chemische Verbindungen in reicher Menge enthalten,

welche zum Aufbau von Eizellen erforderlich sind. Das beweist die ausserordentliche Productionsfähigkeit des Mutterthiers an Eiern, der nur eine verschwindend geringe Ausscheidung durch den After gegenübersteht, die von den Arbeitern wieder aufgezehrt wird und daher ebenfalls noch dem Bienenorganismus bekömmliche Substanzen enthalten muss. Durch speciell auf Prüfung der Leistungsfähigkeit der Mutterbiene als Eiermaschine hin vorgenommene Versuche habe ich wiederholt festgestellt, dass die rüstige Mutter innerhalb 24 Stunden über 8000 relativ grosse Eier ablegen kann.[1]) Soviel steht fest: Die Mutterbiene vermag weder zu leben noch Eier zu produciren, ohne Aufnahme von Bildungssubstanzen, welche im Organismus der Arbeitsbiene bereits eine weitgehende chemische Umgestaltung erfahren haben und von hohem Wert als Zellenbildungsstoffe sein müssen.

Die directe und ausschliessliche Betheiligung der Arbeitsbiene am Aufbau und der Gestaltung der Nachkommen tritt mit dem Augenblick ein, wo das Ei den Mutterleib verlässt.

Um dies nachzuweisen, müssen wir zunächst dem Zellenbau der Bienen unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Allgemein ist die Fähigkeit der Arbeitsbiene bekannt, aus den eigenen Leibesausscheidungen, den Wachsblättchen, dreierlei Zellen herstellen zu können. Diese Zellen sind stets in von einander gesonderte Gruppen geschieden (Arbeiter- und Drohnenzellen), oder treten vereinzelt auf (Mutterzellen).

Der Uebergang von einer zur anderen Gruppe erfolgt durch wenige, den Raum- und Lagerungsverhältnissen entsprechend ganz verschieden gestaltete, sogen. Uebergangszellen.[2]) Warum diese

---

1) Die Befähigung zum Eierlegen ist bei den verschiedenen Bienenindividuen auffallend verschieden. Das lässt sich festsetzen durch die Zeitdauer, welche der Hinterleib des Legethieres in der Zelle verweilt. Ich habe bei äusserlich genau gleichen Verhältnissen, namentlich unter gleicher Temperatureinwirkung, Mütter beobachtet, bei welchen diese Zeitdauer nur 2—3 Secunden währte, während andere 10, 20, 40 Secunden, ja Minuten lang nöthig hatten, um das Ei in die Zelle zu befördern. Arbeitsbienen haben stets Minuten hierzu nöthig und wechseln sehr häufig die Zellen, bevor das Ei abgegangen ist.

2) Es sei hier schon bemerkt, dass solche Uebergangszellen gar nicht selten mit Eiern besetzt werden, die jedoch von den Arbeitern meist verzehrt werden.

strenge Gruppirung von Zellen verschiedener Beschaffenheit; worin ist überhaupt die Ursache der Entstehung von dreierlei Zellen zu suchen?

Vergeblich wird man die gesammte Literatur über die Honigbiene nach einer befriedigenden Erklärung dieser Erscheinung befragen. Wer irgend eines unserer Lehrbücher der Bienenzucht zur Hand nimmt, der wird zumeist die Angabe finden: Die bauenden Bienen hängen sich in Ketten an einander, schwitzen hierbei Wachs aus, und andere nehmen die Wachsschüppchen von den Bauchringen fort, um sie zum Zellenbau zu verwenden. Diese fast einzige Angabe ist aber nicht einmal richtig, denn die Bienen reagiren nicht auf das Wachs an sich, d. h. in der Gestalt, wie es zwischen den Hinterleibsringen austritt. Davon überzeuge man sich durch:

Versuch V.

Man belege den Boden einer zum Beobachten eingerichteten Wohnung eines bauenden Schwarmes mit schwarzem Papier, damit man die Blättchen sieht. Bald werden zahlreiche, meist wasserhelle Blättchen von oben herabfallen. Es mögen sich nun noch so viele Bienen unmittelbar über denselben hinbewegen: niemals wird man beobachten, dass dieselben solche Blättchen aufnehmen. Wenn sie in der Folge doch mit der Zeit verschwinden und zerstreut werden, so wird dies verursacht durch die relativ ausserordentlich starke Luftbewegung, welche durch die Flügelschwingungen der Bienen erzeugt wird, oder durch mechanische Anstösse in Folge der Kriechbewegungen der Thiere. Niemals habe ich trotz unermüdlichster Aufmerksamkeit auch nur eine Biene den Versuch machen sehen, eines der kleinen Körperchen mit den Kiefern zu packen.

Der Mechanismus ist vielmehr folgender: Sobald Wachsblättchen an den betreffenden Stellen der Bauchringe austreten, veranlasst der hierdurch entstehende Reiz eine blitzschnell sich vollziehende Bewegung der Füsse, deren Resultat im Erscheinen der Blättchen zwischen den Kiefern besteht. Kaum sind sie dort angelangt, so werden sie in Folge eines zutretenden Secrets alsbald undurchsichtig. Ich habe unter aussergewöhnlich günstigen Beobachtungsbedingungen sogar den Austritt resp. Zutritt eines klaren Secretes direct beobachtet.

Das können aber nur diejenigen Bienen ausführen, deren Beine frei sind, die sich unmittelbar an der Baustelle befinden. Die durch Verhakung der Füsse Ketten bildenden, aneinanderhängenden

Bienen behalten die ausgeschwitzten Blättchen solange bei sich, bis sie entweder zur Baustelle selbst gelangen, oder durch Bewegungsanstösse von aussen (kriechende Bienen u. s. w.) ihrer Bürde ledig werden. Aus diesem Grunde nimmt denn auch das Herabfallen von Wachsblättchen in demselben Maasse ab, als die Baufläche an Umfang zunimmt.

Wenn aber das Wachsblättchen an sich überhaupt keine Reaction bei den Bienen bewirkt, so sind wir genöthigt, die wahre Anregung zur Bauthätigkeit in den zwischen den Kiefern zutretenden Secreten zur erblicken. Wir sind ferner zu der Annahme gezwungen: Sobald die Bienen zur Errichtung einer anderen Zellengattung schreiten, muss dem nunmehr zutretenden Secrete auch ein anderer Charakter anhaften, der nicht nur eine Qualität besitzt, die den Austritt des gleichen Secrets bei anderen Bienen veranlasst, sondern damit auch dem Mechanismus der Bauthätigkeit eine andere Gestaltung verleiht, und ferner: Da die drei Zellengattungen oft gleichzeitig an verschiedenen Stellen, aber stets in von einander gesonderten Gruppen, erbaut werden, so schliessen sich die bauenden Bienen jener Gruppe an, wo dasjenige Secret zur Verwendung kommt, welches ihrem physiologischen Zustand gemäss in ihrem Organismus zur Verwendung drängt.

Die Thiere müssen sonach durch Vermittlung ihres Geruchsorgans auf die verschiedenen Secrete, welche vermuthlich flüchtige Stoffe enthalten, in entsprechender Weise reagiren können. Andererseits muss die Zellform, wie folgender Versuch lehrt, unter normalen Umständen die Anregung zur Ausscheidung der betreffenden Secrete an die Zellwandungen anregen.

Versuch VI.

Man füge einer kleinen, gut besetzten Bienencolonie mit rüstiger Mutterbiene eine seit einem halben Jahre nicht benutzte, vorher durch Wasser auf's Gründlichste gereinigte und wieder getrocknete Wabe ein. Die nach leeren Zellen verlangende Mutterbiene wird dieselbe nebst zahlreichen anderen Bienen alsbald beschreiten. Sie wird auch hier und da ein Ei absetzen, allein die Bienen fressen es wieder auf, und erst nach emsiger Thätigkeit in den Zellen bleiben die abgelegten Eier und werden zu Thieren herangebildet, wie sie der Zellenform entsprechen. Die neue Qualität, welche den Zellen durch die emsige Arbeit der Bienen

zugefügt wurde, stellt sich unseren Augen dar als ein glänzender Ueberzug, welcher den Zellen vorher abging. Wir Bienenwirthe nennen diese Umwandlung „Einspeicheln“.

Die als flüchtig erscheinenden, hellen Substanzen sind es, welche die ersten Entwicklungserscheinungen im Ei veranlassen.

Nach Privatmittheilung Petrunkewitsch's, der die mikroskopische Untersuchung von durch mich gelieferten Eiern unternahm, standen zwanzig Minuten alte und noch ältere Eier, welche die Mutterbiene ausserhalb der Zellen fallen liess, ohne Ausnahme auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel, während Eier, die fünfzehn Minuten lang ohne Berührung durch die Bienen in den Zellen regelrecht gelegen hatten, alle bereits vorgeschrittenere Entwicklungserscheinungen zeigten.

Ferner: Eier, die nicht regelmässig abgelegt, oder möglichst bald dem directen Einfluss der Bienen entzogen werden, entwickeln sich nie zu Larven.

Bei regelmässiger Eiablage sitzt der dem Mikropylende entgegengesetzte Pol stets derart dem Zellenboden auf, dass das Mikropylende frei in der Luft schwebt. Ueber diese auffallende Stellung der Bieneneier, welche diese Lage mit zunehmendem Alter immer mehr aufgeben, hat man bisher vergeblich geräthselt. Auch mir ist der Grund hierfür erst dann klar geworden, als ich mich veranlasst sah, zu Untersuchungszwecken Tausende von Eiern in verschiedenen Flüssigkeiten zu conserviren. Wurden hierzu klare, von der Eifarbe abweichende Flüssigkeiten gewählt, so konnte ich deutlich erkennen, von woher das Eindringen der Flüssigkeiten erfolgte. Es geschah dies von beiden Polenden, und zwar den äussersten Spitzen her, wiewohl vom Mikropylpole aus zumeist etwas lebhafter als von dem Pole her, mit welchem das Ei aufsitzt. Liegt nun hier schon die Annahme nahe, es vollziehe sich bei regelmässiger Lage des Eies eine ihrer Natur nach unbekannte Entwicklungsanregung im Ei durch die der Zelle imprägnirte Substanz, so wird doch diese Annahme durch eine von mir und Anderen beobachtete Thatsache mehr als wahrscheinlich gemacht.

Fehlerhaft organisirte Mutterbienen legen nämlich oft die allermeisten Eier nicht regelmässig, sondern flach auf den Boden oder die Zellwände ab. Aus ihnen entwickeln sich niemals Larven, so lange sie auch in den Zellen des Brutnestes verweilen mögen. Das

erscheint auch sehr natürlich, denn sie empfangen weder durch die Zelle selbst noch durch die directe Beeinflussung der Bienen vom Mikropylende her Entwicklungsanstösse, da beides in dieser Lage ausgeschlossen ist. Dass aber die von den Zellen selbst ausgehenden ersten Entwicklungsanregungen den Larvenzustand nicht herbeizuführen vermögen, beweist:

Versuch VII.

Einer gut besetzten Colonie mit wenig Wabenbau stelle man eine bereits „eingespeichelte", eierfreie Wabe ein. Findet man nach 10 bis 15 Minuten die Mutter mit Eiablage auf derselben beschäftigt, so fege man sie nebst den anhaftenden Bienen rasch ab, verschliesse die Wabe beiderseits mit feiner Drahtgaze, die den Bienen den directen Zugang zu den Eiern wehrt, hänge die Wabe dann wieder mitten in's Brutnest zurück und untersuche nach drei Tagen. Anstatt Larven wird man eingetrocknete Eiskelette vorfinden. Bei diesem Versuch ist es gleichgültig, ob man es mit befruchteten oder unbefruchteten Eiern zu thun hat.

Wenn dem gegenüber behauptet wurde, die Eier müssten, um sich entwickeln zu können, angefeuchtet werden, so gebe ich das recht gerne zu, bestreite aber die Richtigkeit der Annahme, als ob dieses Anfeuchten durch Wasser erfolge, denn die Eier entwickeln sich regelmässig auch dann zu Larven, wenn die Bienen wochenlang nicht nach Wasser ausfliegen können.

Die gesammten Entwicklungserscheinungen legen vielmehr den Schluss sehr nahe, dass es sich hier um eine Anfeuchtung der Eier mit denselben Stoffen handelt, welche auch die Entstehung von dreierlei Zellenformen veranlassen und die die Entwicklungsrichtung der Eier bestimmen.

Sie sind jedoch wesentlich verschieden von der milchähnlichen Nährmasse für die aus den Eiern hervorgegangenen Larven, obwohl sie derselben als Bestandtheil zugefügt werden. Dass der Larve in der That zweierlei Substanzen zugeführt werden, davon kann man sich durch die allererste Zufuhr überzeugen. In den ersten 5 bis 15 Minuten erweist sich dieselbe als vollkommen klar. Dann tritt die undurchsichtige, milchähnliche Flüssigkeit hinzu. Nicht diese letztere, sondern die klare Flüssigkeit muss es aber sein, auf welche die Bienen in überraschender Weise reagiren, wie wir ersehen wollen aus:

Versuch VIII.

Man entnehme einer normalen Colonie die Mutterbiene. Nach drei Tagen wird man neben hier und da entstandenen, runden Mutterzellenanfängen auch mindestens eine runde Mutterzelle über einer jungen, in irgend einer Arbeiter- oder Drohnenzelle lagernden Larve vorfinden. Man zerstöre dieselbe und entferne die Larve. Sodann hole man mit der Spitze eines feinen Malerpinsels etwas Flüssigkeit heraus und zwar dort, wo sie vorzugsweise ein klares Aussehen zeigt. Damit betupfe man in nicht allzugeringem Maasse junge Larven in Arbeiterzellen, die man sich genau merkt. Hat man die Uebertragung geschickt ausgeführt[1]), so wird man am anderen Morgen finden, dass sämmtliche betupften Larven jetzt nicht mehr in Arbeiterzellen, sondern in solchen Zellen liegen, die während der Nacht zum Zwecke der Heranzucht von Mutterbienen umgeformt wurden[2]).

Offenbar der charakteristische Geruchreiz dieser übertragenen Stoffe hat nicht nur den Umbau der Arbeiterzelle zur Mutterzelle veranlasst, sondern er bewirkt auch die nunmehr normal fortschreitende Umbildung des Thieres zum echten, weiblichen Geschlechtsthier. Betupft man die Larven jedoch mit der breiartig erscheinenden Masse, so ist der Zelleninhalt am nächsten Morgen verschwunden.

Aus diesem Versuche geht aber mit Gewissheit hervor: Die zellenformbestimmende und thierformbestimmende Substanz ist die gleiche und ist charakterisirt durch Geruchsqualitäten, welche bei den am Aufbau der Thiere betheiligten Bienen durch Vermittlung des Geruchssinnes die gleichartige Absonderung veranlasst.

Bezeichnen wir diese in dreifacher Zusammensetzung von den Arbeitsbienen producirten, klaren Flüssigkeiten als die geschlechtsbestimmenden Secrete, so wird das folgende Experiment die Berechtigung darthun, den zweiten Bestandtheil des Larvennährfutters,

1) An die Wände dürfen keine Spuren gelangen, die Arbeit darf nicht bei zu grosser Hitze geschehen, da die Flüssigkeit rasch eintrocknet; auch gelingt der Versuch oft nicht, wenn man den Futtersaft aus der larvenbesetzten Mutterzelle einer fremden Colonie entnimmt u. s. w. Jedoch liegen bezüglich der letzteren Erscheinung noch zu wenig Erfahrungen vor, als dass daraus irgendwelche Folgerung gezogen werden dürfte.

2) Die Umformungsvorgänge werden weiter unten noch näher beleuchtet.

welchen Leuckart als eine der Milch der Säugethiere vergleichbare Drüsenabsonderung definirte[1]), zu bezeichnen mit dem Namen: volumenbestimmende Substanz.

Versuch IX.

Man nehme einer Colonie die Mutterbiene weg wie alle offene Brut mit Einschluss der Eier. Hierauf füge man eine Wabe mit Larven in Arbeitszellen ein, die, im fünften Tage des Larvenzustands, nur noch Stunden bis zur Decklung vor sich haben. Nach 24 Stunden stelle man das Ergebniss fest. Ist es den Thieren inzwischen gelungen, eine oder die andere larvenbesetzte Zelle noch vor Eintritt der Zellen-Längsachsenrotation[2]) der Larven in runde Zellen umzubauen, die sie als nunmehrige Mutterzelle bald wieder schliessen müssen, so öffne man eine derselben, entferne die Larve und stelle den Inhalt fest. Man wird nur wenig Substanz von vorzugsweise dünnflüssigem, hellerem Aussehen vorfinden. Oeffnet man die Zelle erst nach vier Tagen, so ist keine Spur von Nährsubstanz mehr zu entdecken, während man bei normaler Ernährung der Mutterbiene auch nach dem Ausschlüpfen noch einen breiartigen Ueberschuss vorfindet, der für die Regel das Eigengewicht des Thieres übertrifft.

Lässt man sich nun die Thiere in solchen Nachschaffungsmutterzellen ruhig entwickeln, so gehen aus ihnen nach allen ihren Merkmalen tadellos echte — Miniaturmutterbienen hervor. Ich habe auf dem Bienenstande des Handelsbienenzüchters Mulot dahier wiederholt solche gesehen, die sogar kleiner waren als eine normale Arbeitsbiene, während eine normal entwickelte Mutter gut das doppelte Gewicht derselben besitzt. Das durch die Arbeitsbienen noch in letzter Stunde der Arbeiterlarve zugeführte, geschlechtsbestimmende Secret hat mithin ausgereicht, die vollkommene Umwandlung der Larve zum echten, proportionalen Mutterthier zu bewirken. Die volumenbestimmende Substanz war jedoch nicht annähernd in der Menge vorhanden, wie sie als nothwendig erscheint,

1) „Bienenzeitung", Jahrgang 1871 S. 230.

2) Eine Bewegungsänderung der Larve, die den Anstoss zum Verschliessen der Zellen abgibt, aber eine trotzdem bis dahin ausser von mir noch von niemand beobachtete wichtige Erscheinung, die den Mechanismus der Thätigkeiten in der Bienencolonie so recht deutlich illustrirt. Ich werde später darauf zurückkommen.

um die Organe in ausreichendem Umfange aufzubauen. Dönhoff hat durch ein sehr geschickt ausgedachtes Verfahren sogar planmässig solche Miniaturmütter erzogen, indem er den Larven die volumbestimmende Substanz nur in einer nicht ausreichenden Menge zugänglich machte[1]).

Das gleiche Missverhältniss zu Ungunsten der volumbestimmenden Substanz macht sich auch sehr häufig bei Heranbildung von Arbeitsbienen und Drohnen geltend. Namentlich bei der italienischen Bienenrasse treten ausserordentlich häufig die allerliebsten Liliputer von Arbeitsbienen, oft nur in der Grösse von Stubenfliegen, auf, die, mit ihren winzigen Blüthenstaubbällchen zu Hause anlangend, stets die Heiterkeit aller Beschauer wachrufen. Lässt sich nun hier die Ursache für das vorliegende Absonderungsmissverhältniss durch die Arbeiter nicht direct nachweisen, so kann man doch indirect erweisen, dass nur mangelhafte Zufuhr an volumbestimmender Substanz die Ursache der Entstehung von Zwergbienen ist. Nimmt man nämlich jeden Tag eine larvenbesetzte Arbeiterwabe auf die Dauer von etwa 10 Stunden in zwei Zeitabschnitten bienenfrei aus der Wohnung, um sie dann wieder einzuhängen, so kann man mit Bestimmtheit auf das Erscheinen von Zwergbienen rechnen. Mangelhafte Zufuhr an volumbestimmender Substanz ist auch Ursache der Entstehung abnorm kleiner Drohnen.

Drohnen können, wie schon erörtert wurde, auch in Arbeiterzellen entstehen, deren Bodenfläche, wie bekannt, beträchtlich geringer ist als jene der Drohnenzelle. Die Absonderung der volumbestimmenden Substanz erfolgt aber Seitens der Arbeiter stets auf den Zellenboden und zwar nur solange, als das Thier die Masse ohne directe Berührung der Larve dort noch ablagern kann. Diese Bedingung ist aber in Folge des rascheren Wachsthums der Drohnenlarve etwa am Ende des vierten Tages des Larvenzustandes schon nicht mehr erfüllt, während die Drohnenlarve normaler Weise nach meinen Beobachtungen etwas über fünf Tage lang diese Zufuhr erhalten muss. Es muss daher in Folge des Missverhältnisses zwischen dem vorhandenen Raum und der Wachsthumsgeschwindigkeit der Larve dieselbe Erscheinung eintreten wie die in Versuch IX dargestellte. F. Huber hat durch Uebertragung von Larven, die sich

1) „Bienenzeitung", Jahrg. 1859 S. 8.

in Arbeiterzellen zu Miniaturdrohnen entwickelten, normale Drohnen in Drohnenzellen erzielt [1]).

Ein Mehr oder Weniger der volumbestimmenden Substanz bewirkt hiernach keineswegs die Entstehung von Abnormitäten, sondern nur das Zustandekommen von Wesen, die entweder die Wachsthumsgrenze der Species erreichen oder hinter derselben zurückbleiben. Sie ist daher auch nach meiner Auffassung an sich für alle drei Bienenwesen im Wesentlichen von gleicher Beschaffenheit. Sehen wir doch bei verwandten Insecten, welche ihre Nachkommen durch andere Organismen ernähren, ebenfalls nur eine Zufuhr von Nährstoffen gleicher Qualität, wenn auch vielfach die Quantität für die verschiedenen Geschlechtsthiere von einander abweicht [2]). Was aber dort die futterreichenden Thiere den herbeigetragenen Larven u. s. w. auf gewisse, den Niststätten wie ihren Bewohnern eingeimpfte Reize hin noch weiter zufügen und von welcher Wirkung diese weitere Beigabe ist, ob nicht gerade diese Reize die abweichende Quantitätszufuhr veranlassen und regeln, das entzieht sich vorerst unserer Beurtheilung.

In der Bienencolonie treten indessen auch sehr häufig wirkliche Missbildungen auf, die unmöglich auf mangelhafte Zufuhr der volumbestimmenden Substanzen zurückgeführt werden können, sondern nur einer regelwidrigen Zufuhr der geschlechtsbestimmenden Secrete ihre Entstehung verdanken müssen. Es sind die sog. Bienenzwitter. Sie kommen wohl alljährlich auf allen grösseren Bienenständen vor, ohne jedoch bemerkt zu werden, da nur wenige Bienenwirthe Interesse daran haben, solchen Erscheinungen besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Im Jahre 1900 hatte ich besonderen Anlass, solche Bildungen zu sammeln, und brachte deren im Monat Juni nicht weniger als 120 Stück zusammen.

---

1) Neue Beobachtungen von F. Huber.

2) Es ist zwar eine nicht anzuzweifelnde Thatsache, dass den Arbeiter- und Drohnenlarven kurz vor Bedecklung der Zelle Honig und Pollen zugeführt wird, während dies unterbleibt bei Larven in Mutterzellen. Auf Grund dieser Erscheinung glaubte Leuckart schliessen zu müssen, dass dieser Unterschied in der Nahrungsbeschaffenheit mit der Ausbildung der Geschlechtsapparate in innigster Verbindung stehe. („Bienenzeitung" 1855 S. 210.) Allein durch Versuche von v. Berlepsch und Dönhoff („Bienenzeitung" 1856 S. 173) wurde mit Gewissheit erwiesen, dass hier eine secundäre Erscheinung vorliegt, die mit der geschlechtlichen Ausbildung nicht im Zusammenhang steht.

Die Untersuchung solcher Zwitterbienen bildete seiner Zeit den Gegenstand hervorragenden Interesses für die Bienenforscher Gerstäcker, Dönhoff, v. Siebold und Leuckart. Und wenn mir Leuckart am 1. August 1897 als Gutachten auf meine ihm vorgetragene Entwicklungstheorie der Bienen u. a. bemerkte: „In der That wäre das die einfachste und natürlichste Lösung der Schwierigkeiten, besonders jener, die uns die Insecten bereiten, denn die sog. unvollkommene Befruchtung, auf die man bisher meist zur Erklärung sich stützte, ist doch streng genommen — nur eine Umschreibung unserer Unkenntniss —“, so hat er gewiss nicht an letzter Stelle an die überraschenden Untersuchungsergebnisse solcher Bildungen gedacht. Diese Untersuchungen sind für die von mir aufgestellte Behauptung: Auch die normalen Bienenmännchen gehen aus befruchteten Eiern hervor, von geradezu entscheidender Bedeutung, und ich kann mir daher nicht versagen, etwas näher auf den Gegenstand einzugehen.

Der Erste, welcher auf Bienenzwitter aufmerksam machte, war der Bienenschriftsteller Lucas. Er stiess dabei aber auf grossen Unglauben. Erst als Dr. Dönhoff und Prof. Menzel in Zürich wieder neue Mittheilungen hierüber brachten, sahen sich auch v. Siebold und Leuckart zu eingehender Prüfung solcher Missgeburten veranlasst, und Leuckart hielt über seine Untersuchungsergebnisse auf der Versammlung der Aerzte und Naturforscher zu Giessen einen Vortrag, dem ich folgende Darstellungen entnehme[1]): „Was sie mit weiblichen Bienen gemein haben, theilen sie auch sonst mit der Arbeitsbiene, niemals mit der Königin; sie sind gewissermaassen als Arbeiter zu betrachten, die eine mehr oder minder grosse Menge männlicher Charaktere angenommen haben. In der Regel überwiegt auch bei ihnen das weibliche Moment in dem Grade, dass die Beziehungen zu den Arbeitern ganz unverkennbar sind, doch gibt es auch Fälle, in denen das Umgekehrte vorkommt, so dass man kleine Drohnen mit einzelnen weiblichen Attributen vor sich zu haben glaubt. Die Vermischung der beiderlei Charaktere zeigt übrigens so mannigfache Verschiedenheiten, dass kaum jemals zwei völlig gleiche Zwitter gefunden werden. Gewöhnlich sind die weiblichen und männlichen

1) Dem Auszug entnommen in: Franz Huber, Neue Beobachtungen, deutsch mit Anmerkungen von Georg Kleine. Einbeck, Druck u. Verlag v. Ehlers.

Attribute (vorn und hinten, rechts und links, aussen und innen) auf das bunteste Durcheinander gewürfelt.

Uebrigens gibt es keine inziges unter den die Geschlechtscharaktere bestimmenden Organen, das nicht gelegentlich den Sitz der hermaphroditischen Bildung abgäbe, doch ist es unverkennbar, dass nicht alle in gleicher Häufigkeit heimgesucht werden. Man würde jedoch irren, wenn man annähme, dass es sich bei den Zwittern immer nur entweder um männliche oder weibliche Charaktere handele. Auch Mittelformen zwischen beiden, die sonst im Normalzustande nirgends angetroffen werden, sind nichts weniger als selten. Namentlich gilt solches für die Mundwerkzeuge und Hinterbeine mit ihren Körbchen und Bürsten, aber auch bei den Antennen, Augen und bei den Hartgebilden der Geschlechtsöffnung lässt sich nicht selten das Gleiche beobachten . . . .

In noch vielen anderen Fällen fand sich ein Stachelapparat von unvollständiger Verhornung mit Lade und Borsten, die von einander getrennt und unregelmässig gebogen waren, wie das auch v. Siebold von einigen seiner Zwitter angibt. An diese schliessen sich sodann noch weitere drei Fälle an, in denen die eine rechte oder linke Hälfte des Stachelapparates verkümmert war, ohne dabei die weibliche Bildung völlig zu verlieren . . . In einem Falle waren die Dorsalschienen des siebenten Rückensegmentes nach Drohnenart unter sich verwachsen. Dieser letzte Fall führt durch Weitergreifen der männlichen Bildung sodann zu der weitaus interessantesten Form des Hermaphroditismus, der sich in einer förmlichen Combination beiderlei Geschlechtsorgane ausspricht . . . Die Bildung der inneren Geschlechtsorgane konnte an den dem Redner zu Gebote stehenden Präparaten leider nur unvollkommen untersucht werden, doch gelang es mehrmals, die Angabe v. Siebold's über die häufige Coexistenz männlicher und weiblicher (freilich immer eileerer) Genitalröhren zu bestätigen. Am meisten war das bei den Exemplaren mit mehr oder minder vorwaltender Hinterleibsspitze, bei denen auch die inneren Organe vorwaltend männlich waren und gewöhnlich nur eine geringe Menge vereinzelter oder gruppenweise beisammenstehender Eiröhren enthielten."

Bevor ich auf eine Deutung der Befunde an Zwitterbienen auf Grundlage meiner Theorie eingehen kann, muss ich zunächst versuchen, meine diesbezüglich gewonnenen Anschauungen in möglichst präciser, anschaulicher Gestalt wiederzugeben.

Im reifen Bienenei an sich ist nur die Anlage zur männlichen Formbildung vorhanden, welche wir mit *m* bezeichnen wollen. Erst durch Spermazufuhr in's Ei wird die Anlage zur weiblichen Formbildung zugeführt, welche mit *w* bezeichnet werden mag. Beide formbildenden Bestandtheile treten bei den drei Thierformen in drei verschiedenen Wachsthums- und Austauschverhältnissen in Function. Zur Regulirung dieser Wachsthumsrichtungen werden durch die Mundtheile der Arbeiter dreierlei, den Wachsthumsrichtungen conforme Drüsensecrete abgesondert, die auch Ursache der Entstehung von dreierlei Zellenformen sind.

Das Secret zur Heranbildung des Männchens sei mit *a* bezeichnet. Es hat die Eigenschaft, die Formbildung *m* in dem gleichen Maasse zu fördern, als es die Entwicklung der Formbildung *w* behindert. Das Secret zur Aufzucht des Weibchens möge *b* genannt sein. Durch seine Einwirkung wird Formbildung *w* zum Nachtheile von *a* im Wachsthum gefördert.

Das Secret für Heranzucht von Arbeitern bleibe vorerst unbezeichnet.

Ohne diese Annahme der Existenz von Säften genannter Beschaffenheit würde bei gleicher Vererbungsenergie der Elternthiere nach meiner Vorstellungsweise die Entstehung von ausgesprochenen Geschlechtsthieren ausgeschlossen sein, es würden nur hermaphrodite Formen zur Ausbildung gelangen.

Da aber *a* wie *b* an den Organismus der Arbeiter gebunden sind, so bilden sie das Supplement zu den einseitig entwickelten Geschlechtsleistungen der begatteten Mutterbiene. Die Arbeitsbienen können sonach auch nur als Geschlechtsthiere, wenn auch besonderer Art, aufgefasst werden, und sie sind dies um so mehr, als sie auch die volumbestimmenden Substanzen für die Embryonen ausschliesslich produciren, die mit *c* bezeichnet werden mögen. Die begattete Mutterbiene dürfte hiernach als grundlegendes, die Arbeitsbiene als bestimmendes Geschlechtsthier bezeichnet werden.

Die Productionsstätten *a*, *b*, *c* sind unter jenen Drüsen der Arbeitsbienen zu suchen, welche bei den Geschlechtsthieren der Honigbiene nur schwach oder gar nicht functioniren, möglicher Weise aber auch bei der Mutterbiene zum Theil andere Functionen übernommen haben.

Die Reize zur Ausscheidung von *a* oder *b* unterstehen unter normalen Verhältnissen der Regulation durch die Geruchsorgane

und werden, den physiologischen Zuständen der Thiere gemäss, ausgelöst durch die in die Mundtheile gelangenden Wachsblättchen, wie, durch die in den Zellen abgelegten Eier. Der Austritt von *c* erfolgt durch Bewegungsreize der Mundtheile Seitens der Mutterbiene wie der Arbeitsbiene selbst, und vor Allem durch Bewegungsreize der in den Zellen lagernden Larven. An die Larve wird aber nicht nur *c*, sondern gleichzeitig auch noch *a* ausgeschieden, wenn das Männchen, und *b* abgesondert, wenn das Weibchen herangebildet wird. Die Ergebnisse meiner Versuche machen ferner die Annahme wahrscheinlich, dass bei Zellenbau, Ei- und Larvenpflege zur Heranbildung von Arbeitsbienen die Secrete *a*, *b* gleichzeitig in einem constanten Mischungsverhältniss abgesondert werden.

Vergleichen wir nun dieses Schema mit der heute in maassgebenden zoologischen Kreisen vertretenen Auffassung, wonach die Entstehung der Geschlechtseigenthümlichkeiten von den jeweiligen Zuständen des Geschlechtsapparates abhängig ist, so weist dasselbe, streng genommen, eine principielle Abweichung von dieser Annahme gar nicht auf. Der Unterschied ist vielmehr nur ein individueller, und zwar dergestalt, dass diese jeweiligen Zustände des Geschlechtsapparates in der Bienencolonie in besonderen Thierformen, den Arbeitsbienen, verkörpert sind. Die nachfolgenden Darlegungen werden, wie ich hoffe, diese allgemeine Bemerkung mehr und mehr bestätigen.

Diese Anschauungsweise setzt aber in erster Linie das Befruchtetsein aller Eier voraus, da nur aus ihnen die dreierlei Normalthiere hervorgehen können, denn ohne Erfüllung dieser Voraussetzung wäre nur die Entwicklungsfähigkeit nach einer Richtung hin möglich. So muss es denn auch, nach allen meinen Versuchen, in Wirklichkeit sein. Unbefruchtete Eier entwickeln sich, wie schon seit mehr als einem Menschenalter unzweifelhaft feststeht, nicht nur in Drohnen-, sondern auch in Arbeiterzellen, stets nur zu ausgesprochenen männlichen Formen.

Aus dieser Thatsache müssen wir aber folgern: Im reifen Bienenei an sich sind nur die Anlagen zur männlichen Formbildung vorhanden; und auf der Hand liegt damit die zweite Annahme: Erst durch das Sperma wird die Anlage zur weiblichen Formbildung, wie zur Entstehung von Arbeitern, dem Ei zugeführt. Diese letztere Behauptung bedarf des Beweises.

Zum Verständniss derselben muss ich mit Rücksicht auf die nach-

folgend angewendete Bezeichnung: echte Mutterzelle, im Gegensatz zu: Nachschaffungszelle, vorausgehend eine Erörterung geben.

Die echte Mutterzelle hat in ihrer ursprünglichen Anlage die Halbkugelgestalt, ähnlich dem Eichelnäpfchen, aus dem die Eichel herausgefallen ist. Das in sie abgelegte Ei erfährt von dem Augenblick der Ablage ausschliesslich nur diejenige Beeinflussung, welche zur Heranbildung des Mutterthieres hinführt. Die Nachschaffungszelle ist nun zwar auch eine Zelle, aus welcher das Mutterthier hervorgehen kann und immer hervorgehen soll; sie entwickelt sich im weiteren Wachsthum auch der echten Mutterzelle entsprechend, allein die Grundlage derselben ist entweder eine larvenbesetzte Arbeiter- oder Drohnenzelle. Ueber einem Ei wird niemals eine Mutterzelle errichtet.

Die Anlage der Nachschaffungszelle gestaltet sich ganz nach dem Zelleninhalt. Ist die innenliegende Larve noch sehr klein, dann werden die sechs Zellenwände stark abgetragen, und die runde Form der Mutterzelle nimmt hierauf die Stelle derselben ein. Nur dem genauen Kenner ist es in solcher Fällen möglich, zu constatiren, ob es sich im vorliegenden Falle um eine echte Mutterzelle oder um eine Nachschaffungszelle handelt. Einen wichtigen Anhaltspunkt bildet der in bei Weitem den meisten Fällen dreiseitig pyramidal angelegte Zellenboden der Arbeiter- und Drohnenzelle. Was bei Anlage einer Nachschaffungszelle hindert, das wird von den Bienen abgetragen.

Zum weiteren Verständniss der nun folgenden, meines Dafürhaltens äusserst wichtigen Entdeckung, die lediglich einer logischen Erwägung ihre Existenz verdankt, sei nochmals erinnert, dass die Entstehung von Lebewesen männlicher Formbildung aus unbefruchteten Bieneneiern in Arbeiter- oder Drohnenzellen, (mögen dieselben nun herrühren von der begattungsunfähigen Arbeiterin oder der unbegatteten Mutterbiene), eine durch die gesammte Erfahrung absolut feststehende Thatsache ist.

Da mir nun schon vor Jahren die verschiedenen Zellenformen als verkörperte Ausdrücke der Geschlechtsfunctionen der Arbeiter erschienen, so musste sich mir die weitere Erwägung aufdrängen: Verursachen dieselben Substanzen, welche die Entstehung der Mutterbiene veranlassen, auch gleichzeitig die Entstehung der betreffenden Zellenform (im vorliegenden Falle die Entstehung der echten Mutterzelle), so kann in dieser Zelle unmöglich aus dem unbefruchteten Ei ein Lebewesen hervorgehen, da die von vornherein derselben im-

prägnirte und in der Folge dem Ei zugeführte Bestimmungssubstanz zwar das Wachsthum der vorhandenen männlichen Anlage im Ei unterdrücken, nicht aber auch gleichzeitig das Heranwachsen eines Weibchens fördern kann, eben weil dem unbefruchteten Ei die Anlage für Bildung eines solchen nicht zugeführt wurde.

Schon seit vielen Jahren habe ich zwecks Feststellung der Richtigkeit dieser Erwägung die grössten Opfer nicht gescheut. Mindestens 14 Colonien wurden absichtlich in die Zustände versetzt, unter welchen nur unbefruchtete Eier zur Bebrütung in jene echten Zellen gelangen können. Ebenso habe ich wiederholt andere Bienenstände, auf welchen sich die gleichen Fälle unbeabsichtigt, in Folge von Störungszuständen des Normalverlaufs, eingestellt hatten, zur Feststellung der Ergebnisse aufgesucht.

Ueberall wurde die Richtigkeit des Schlusses bestätigt[1])! — Schon beim dritten Falle wäre ich indessen fast zweifelhaft geworden, hätte ich nicht die vorliegende Erscheinung einer sorgfältigen Prüfung unterzogen. Am vierten Tage nach Besetzung einer echten Mutterzelle mit einem unbefruchteten Ei zeigte sich nämlich, scheinbar an derselben Stelle, eine runde Zelle, besetzt mit einer ganz jungen Larve, und im ersten Augenblick musste ich annehmen, das unbefruchtete Ei sei dennoch in der echten Mutterzelle zur Larve geworden. Die genaue Untersuchung aber ergab, dass die Larve in einer unechten, einer Nachschaffungszelle lag. In einer unmittelbar neben der echten Mutterzelle gelegenen Drohnenzelle war, wie auch in andern Drohnenzellen, eine junge Larve ausgegangen. Hierüber errichteten die Thiere in dem Triebe, die fehlenden Mutterthiere wieder zu ersetzen, alsbald eine Nachschaffungszelle, und dabei wurde zu Gunsten derselben die echte Mutterzelle nebst Ei vernichtet, weil sie hindernd im Wege stand. Diese Erscheinung kam mir wiederholt vor, ändert aber nichts an der Thatsache: Aus unbefruchteten Bieneneiern geht auch unter den sonst günstigsten Bedingungen dann kein Lebewesen hervor, wenn es in die echte Mutterzelle abgesetzt und daher von vornherein durch die Arbeitsbienen auf Heranbildung des Weibchens beinflusst wird. Die Anlage

1) Wie ich später in alten Jahrgängen der „Bienenzeitung" entdeckt habe, hat auch schon Dönhoff die Thatsache wiederholt festgestellt, dass sich aus unbefruchteten, in echte Mutterzellen abgesetzten Eiern, niemals Lebewesen entwickeln.

zur weiblichen Formbildung ist soweit an das Sperma gebunden.

Zum Beweise dafür, dass auch aus dem unbefruchteten Ei niemals in der Drohnenzelle ein Bienenweibchen oder eine Arbeitsbiene entstehen kann, führe man aus:

Versuch X.

Eine Colonie mit einer eierlegenden Mutterbiene, deren Begattung man absichtlich verhindert hat, fege man ab auf lauter Drohnenwaben. Man führe dies gegen Abend aus nnd reiche der Colonie während der Nacht eine tüchtige Portion Honig oder Zuckerlösung, damit sich die Bienen durch das Auftragen des Futters mit den ungewohnten Verhältnissen während der Nacht aussöhnen.

Die Mutterbiene wird bald Eier in die Zellen absetzen, die Arbeiter zehren dieselben jedoch immer wieder auf. Nach einigen Tagen, während welchen die Arbeiter die Zellen eifrig bearbeitet haben, auf Heranbildung von Arbeitsbienen, bleiben die Eier und werden bebrütet. Es entstehen jedoch in allen Fällen auschliesslich nur normalgrosse Thiere von männlicher Gestalt, niemals aber Arbeitsbienen, und niemals habe ich irgendwelche Störungserscheinungen im Entwicklungsverlauf beobachtet.

So zwecklos dieser Versuch auch erscheinen mag, so bedeutungsvoll ist er doch einmal als Widerlegungsbeweis für die Behauptung meiner Gegner, die Bienen seien fähig, befruchtete von unbefruchteten Eiern unterscheiden zu können. Anfangs fressen die Bienen die Eier auf, weil sie, ihrem physiologischen Zustand entsprechend, andere Reize nothwendig haben, als sie ausgelöst werden durch Eier in Drohnenzellen. Nachdem sie die Zellen jedoch umgespeichelt haben zur Heranbildung von Arbeitsbienen, werden genau dieselben Eier daraufhin gepflegt, und trotzdem entstehen solche nicht, weil die Eier in Folge ausgebliebener Befruchtung zur Heranbildung derselben ungeeignet sind. Das Ei an sich ist es also nicht, wodurch das Verhalten der Bienen demselben gegenüber geregelt wird, sondern es entscheiden hierüber ausschliesslich die von den Zellen ausgehenden Reize, welche ihnen durch die Bienen selbst, ihrem physiologischen Zustand entsprechend, imprägnirt werden. Die Mutterbiene reagirt jedoch nicht auf specifische Zellenreize, sonst würde sie nicht in ungeeignete Zellen Eier absetzen, welche die Bienen wieder verzehren.

Der Versuch X ist aber auch desshalb von grösster Wichtigkeit, weil aus später darzustellenden Störungserscheinungen der unabweisbare Schluss gezogen werden muss, dass die von der begatteten Mutterbiene unter normalen Zuständen in Drohnenzellen abgesetzten Eier ein Element enthalten müssen, welches unbefruchtete Eier nicht enthalten.

Wenn ich nun nochmals den Verlauf der Eientwicklung in der normal gestalteten Bienencolonie kurz zusammenfasse, so gestaltet sich derselbe folgendermaassen: Das Geschlechtsthier *w* entsteht, wenn das befruchtete Ei in die mit Secret *b* imprägnirte Zelle eingebettet wird, das Geschlechtsthier *m* dann, wenn es in der Zelle abgelegt ist, die mit Secret *a* imprägnirt ist, die Arbeitsbiene aber, wenn es in einer vermuthlich mit beiden Secreten in unbekanntem Mischungsverhältniss imprägnirten Zelle weiter gepflegt wird. Zu letzterer Annahme sind wir deshalb vorerst berechtigt, weil auch in regulären Arbeiterzellen ausgesprochene männliche Formen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, obwohl sie auf Arbeiter hin gepflegt werden. Es scheint dem Bestimmungssecrete für Arbeiter hiernach ein gewisser Procentsatz der männlich bestimmenden Substanz eigen zu sein.

Hiermit komme ich wieder auf die Zwitterbildungen zurück.

Die Ursache dieser merkwürdigen Hermaphrodisie glaubte v. Siebold in einer unvollkommenen Befruchtung erblicken zu müssen, die durch Zufuhr einer unzureichenden Menge von Samen bedingt sei. Leuckart widerlegte ihn jedoch mit seinen eigenen Untersuchungsergebnissen von Bieneneiern, die häufig nur einen einzigen Samenfaden enthalten hatten.

Leuckart selbst glaubte den Grund in einer Abnormität jener Drüsensäfte erblicken zu müssen, die dem Inhalt der Samenblase beigemischt werde. Kleine widerlegte ihn jedoch alsbald durch die Erwägung, dass sich dann ja alle Eier zu Missbildungen in Bienenzellen entwickeln müssten, während doch die Zahl derselben, der grossen Masse von regulären Arbeitsbienen gegenüber, nur verschwindend gering sei.

Kleine selbst stellte eine Erklärung auf, welche nach heutiger Kenntniss der Befruchtungsvorgänge erst recht verfehlt ist. Er meinte, die zwitterergebenden Eier würden auf irgendwelche Weise am „rechtzeitigen Austritt“ aus dem „Eingange“ [1]) gehindert, so dass

1) Soll wohl heissen „Eigange“.

die Entwicklung des Embryo in ihnen bereits in das erste Stadium eingetreten sei, ehe es das Sperma aufnehme.

Es ist aber nichts natürlicher als die vergebliche Bemühung dieser scharf denkenden Männer um Auffindung einer befriedigenden, naturgemässen Erklärung des vorliegenden Phänomens. Mussten sie doch, weil sie Dzierzon's Behauptung selbst bestätigt zu haben glaubten, die Mutterbiene für alles verantwortlich machen, wie ja dies heute noch geschieht, indem man ihr auf der einen Seite die Fähigkeit abspricht, in der Jugend Eier ablegen zu können, aus welchen sich Drohnen entwickeln könnten, auf der anderen Seite sie aber dreist beschuldigt, nach Willkür entweder befruchtete oder unbefruchtete Eier zu produciren.

Besehen wir uns die Sache von meinem Standpunkte aus, so steht vor allem zweifellos fest, dass die Eier für alle Missbildungen ohne Ausnahme befruchtet sein müssen. So viel Hunderte, ja, Tausende von falschen Drohnen ich auch schon aus unbefruchteten Eiern in Arbeiterzellen heranbilden liess: niemals entstanden aus denselben Formen, die auch nur eine der von Leuckart aufgezählten, fast unübersehbaren Abweichungen vom Bau der Drohnenform aufgewiesen hätte, obschon in solchen Fällen stets die Zufuhr zur Heranbildung von Arbeitsbienen durch ihres Gleichen erfolgt.

Als befruchtet müssen die den Missbildungen zu Grunde liegenden Eier bekanntlich die gleiche Vererbungsenergie der beiden Elternthiere besitzen. Würden sie daher normal beeinflusst durch die Arbeiter, so würden sie ebensowohl Männchen wie Weibchen und Arbeitsbienen ergeben haben können. Hiermit ist auch im Princip ohne Weiteres die Möglichkeit der Entstehung von Missbildungen gegeben, die alle möglichen Uebergangsformen, wie Combinationen männlicher Charaktere mit jenen der Arbeitsbiene, aufweisen können.

Wir brauchen uns z. B. unter den fütternden Thieren nur einzelne vorzustellen, bei welchen in Folge kleiner organischer Fehler die geschlechtsbestimmenden Drüsen der Secrete *a*, *b* nicht in constanten Mischungsverhältnissen functioniren, und es werden schon Reihen von Abweihungen normaler Bildungen erfolgen. Denken wir uns ferner Individuen, welche zwar auf den Geruchsreiz der Arbeiterzellen und einliegenden Futtersäfte reagiren, bei welchen aber nur die männlich geschlechtsbestimmenden Drüsen regelrecht oder überhaupt nur functioniren. Wenn ihre abnormen Absonderungen regel-

recht den normalen zugeführt werden, so lässt sich kaum annehmen, dass die Bienen aus dem hierdurch entstehenden Gesammtgeruchscharakter den Ueberschuss des jetzt vorhandenen, männlich bestimmenden Secretes wahrnehmen sollten, um hierauf durch Aufzehren der Futtermasse nebst Larve zu reagiren. Alle Bedingungen sind aber dann gegeben zum Entstehen von Missbildungen jeglicher Art.

Sollte indessen meine Vermuthung irrig sein, die mich vorerst das Bestimmungssecret für Arbeiter in dem gemeinsamen Austritt der Secrete $a + b$ in unbekanntem Procentsatz erblicken lässt, und es functionirte hierfür eine besondere Drüse, so würde damit die Erklärung der Zwitterbienen auch nicht im Mindesten erschwert.

Lassen sich hiernach auf Grund meiner Theorie die durch Leuckart und v. Siebold untersuchten Missbildungen durchaus naturgemäss und ungesucht erklären, so beweisen diese Missbildungen selbst aber auch direct, dass die Dzierzon'sche Theorie der Geschlechtsbildung bei den Bienen falsch sein muss. Nach dieser Lehre können aus befruchteten Eiern normaler Weise entweder nur Arbeiter oder, in höchster Vollendung, Mutterbienen entstehen. Missbildungen könnten sich daher nur in Vermischung der Charaktere von Mutter- und Arbeitsbienen äussern. Da dies aber bei allen hier in Betracht kommenden Missbildungen nicht zutreffend ist, so kann auch Dzierzon's Lehre nicht richtig sein. Umgekehrt beweist das hier nur in Betracht kommende Auftreten buntester Mischung und Verschmelzung von Charakteren der Arbeitsbienen und der Drohnen die Richtigkeit der Voraussetzung meiner Theorie, die da lautet: Die **normalen** Drohneneier sind auch befruchtet!

Missbildungen, wie sie nach Dzierzon's Theorie nur möglich wären, kommen indessen auch in der Bienencolonie vor.

Aus Arbeiterzellen gehen bei der ägyptischen Bienenrasse, sogar constant, auch Wesen hervor, die weder Arbeiter noch Weibchen sind. Sie theilen mit der Arbeitsbiene die Grösse und die Färbung, welche wesentlich von jener des Weibchens abweicht. Auch fehlt ihnen, gleich den Arbeitern, der Begattungstrieb. In allen übrigen Merkmalen schliessen sie sich nach Untersuchungen von Gerstäcker, v. Siebold und Leuckart bis auf eine geringe Zahl von Eierröhren den Mutterbienen an[1]).

Ich habe wiederholt von: physiologischen Zuständen der Bienen

---

1) „Die Biene", von Baron August v. Berlepsch. Zweite Aufl. S. 29.

gesprochen, ohne bis jetzt erklärt zu haben, was ich darunter verstehe. Diese Versäumniss will ich nun gut machen, da ohne eine entsprechende Erklärung die nun folgenden Versuche nicht wohl verständlich sind.

Es kann sich dabei an dieser Stelle selbstredend nur um Zustände und Lebensäusserungen der Biene handeln, die in directer Verbindung mit deren Geschlechtsleben stehen. Im Zellenbau einer Bienencolonie tritt uns gewissermaassen ein greifbarer Ausdruck der Geschlechtsregungen vorausgegangener Generationen entgegen, wenn wir die vorhandenen Wabenbestände zu jenem Zeitpunkt beurtheilen, wo die Reproduction der Bewohner für die Regel gänzlich ruht: zur Zeit der Wintersonnenwende. Die Urheber derselben erlebten zumeist, ja, höchstwahrscheinlich ohne Ausnahme, den Winter nicht, und den Insassen stehen bei Wiedererwachen der Fortpflanzungsthätigkeit als Hinterlassenschaft kleine, sechseckige Zellen in überwiegender, und grosse sechseckige Zellen in der Minderzahl zur Verfügung. Beide verdanken ihre Existenz zwei verschiedenen physiologischen Erregungszuständen, die wir bereits kennen lernten. Eine andere Frage ist jedoch die: Treten diese Zustände gleichzeitig neben einander auf oder stehen sie zu einander im Abhängigkeitsverhältniss? Das Verhalten der Biene lehrt es uns. Sie nehmen nicht gleichzeitig beide Zellengattungen zur Brutpflege in Beschlag, sondern im zeitigen Frühjahr stets nur die kleine Sorte. Werden zu dieser Zeit einer mässig starken Colonie Drohnenzellen selbst mitten in's Brutnest zugefügt: sie reagiren nicht darauf. Legt die Mutterbiene dennoch (wie ich das unzählige Mal beobachtet habe) Eier in dieselben ab, so zehren sie die Arbeiter bald wieder auf. Nur ganz ausnahmsweise entstehen in solchen Fällen auch schon im zeitigen Frühjahr wenige Drohnen, wodurch die Regel jedoch nicht alterirt wird [1]).

1) Bei Beurtheilung der Erscheinungen in der Bienencolonie darf man niemals die Thatsache aus dem Auge verlieren, dass man es hier mit einer Vergesellschaftung von Thieren zu thun hat, die zwar geschlechtlich einseitig entwickelt und gerade desshalb zum Verband gezwungen sind, bei dessen Einzelwesen jedoch der physiologische Zustand vom Gesammtnormalzustand nichtsdestoweniger schon mehr oder weniger desshalb abweichen kann, weil jedes Thier auch eine Individualentwicklung durchlebt. Nur von diesem Gesichtspunkte aus sind ganze Reihen von Erscheinungen im Bienenleben verständlich. So reagiren z. B. die Insassen derselben Colonie oft ganz verschieden auf ein Mutterthier, das man ihnen zugeben will. Gar oft sieht man in den Drohnenzellen Larven lagern, die

Die Erfahrung lehrt weiter, dass jede normale Colonie in erster Zeit stets nur Arbeiterzellenbau errichtet, in welchem die Bienen ihres Gleichen heranbilden.

Wir haben demnach in der Abscheidung der gemischten Bestimmungssecrete für Arbeiter und deren Zellenform den physiologischen Normalzustand einer Bienencolonie vor uns, und ihm gegenüber sind alle weiter eintretenden Entwicklungserscheinungen als mehr oder minder grosse Störungsvorgänge des Normalzustandes aufzufassen. Die Arbeiter suchen sie auszugleichen nach Massgabe der hierdurch angeregten Triebe und der ihnen zur Verwirklichung zu Gebote stehenden Hülfsmittel. Nur in diesem Sinne kann das Schwärmen als natürlicher Fortpflanzungsact der Bienen betrachtet werden, nicht in dem anderen, als ob eine gewisse Individuenzahl die Theilung der Colonie bedinge.

Das beweist die gesammte Bienenpraxis. Man kann kleine Bienencolonien ohne störende Eingriffe in's Innere lediglich dadurch zum Schwärmen zwingen, dass man die Störungsbedingungen des Normalzustandes in geeigneter Weise fördert, und bei Feuersbrünsten, welche auch Bienenstände in Mitleidenschaft zogen, hat man neben Colonien, die den Flammen zum Opfer fielen, wiederholt auch solche Fälle erlebt, in welchen die Insassen dadurch gerettet wurden, dass sie als regelrechte Schwärme die Wohnungen verliessen, obwohl sie keine Spur von Vorbereitungen zum Schwärmen getroffen hatten. Dönhoff hat sehr häufig die Bienen zum Schwärmen dadurch commandirt, dass er stinkendes Thieröl in eine der Waben eingoss. Nach kurzer Zeit verliess die ganze Gesellschaft die Wohnung in Gestalt eines regelrechten Schwarmes[1]).

Wie man kleine Colonien durch Förderung der Störungsursachen zum Schwärmen zwingen kann, so können umgekehrt die mächtigsten Colonien mit einer zehn- und zwanzigfachen Individuenzahl am Schwärmen verhindert werden, wenn man die Störungsursachen des Normalzustandes fern zu halten versteht.

Als wichtigste solcher Störungsursachen sind nach meinen Erfahrungen zu bezeichnen: Mangel an Gelegenheit für die

ohne jede Aenderung äusserer Einflüsse am folgenden Tag wieder verschwunden sind. Aus dem gleichen Grunde verjagen die älteren Bienen nach Ueberschreitung des Entwicklungshöhepunktes sehr häufig die Drohnen, während die jüngeren Thiere in Heranzucht solcher ruhig fortfahren u. s. w.

1) „Bienenzeitung“ 1858 und 1859.

Arbeiter, ihre geschlechtsbestimmenden Producte in der Gestalt abzusetzen, wie es der bezeichnete Normalzustand verlangt, und anhaltende Einwirkung von Wärmegraden, welche die Grenze der Normalblutwärme[1]) der Bienen nach oben zu überschreiten droht. Hiermit geht in der Regel eine mangelhafte Zufuhr genügend sauerstoffhaltiger Luft Hand in Hand.

Eine der wirksamsten Störungen des Normalzustands, welche regelmässig eine Erhöhung der Stockwärme im Gefolge hat, besteht in Entfernung der Mutterbiene aus der Colonie. Welche Erscheinungen eine solche Vornahme nach sich führt, darüber werden wir Näheres erfahren durch den Verlauf des nun folgenden Versuchs, namentlich in seiner zweiten Hälfte.

Versuch XI.

Eine normale Colonie mit junger[2]) Mutterbiene, die vor wenigen Tagen erst begattet wurde, fege man zu Anfang August gegen Abend auf lauter leeren Drohnenzellenbau ab. Sodann reiche man ihr eine tüchtige Portion Honig zum Auftragen über Nacht, damit sich die Thiere durch dieses Geschäft mit der ungewohnten Lage vertraut machen. (Trotz dieser Vorsicht kommt es dennoch mitunter vor, dass die Thiere am nächsten Tage als regelrechter

---

1) Wie ich vermuthe, wird man den Ausdruck: Blutwärme, anstatt: „Stöckewärme“, beanstanden. Desshalb muss ich folgende Versuchsreihen hier darstellen: In diesem, wie auch im vorausgehenden Winter habe ich bei einer Aussentemperatur von etwa 0° verschiedentlich meinen Colonien Bienen entnommen und dieselben auf ein im Freien liegendes Brett abgekehrt. Die abfliegenden Thiere erstarren dann sofort, die nichtabfliegenden streben nach allen Richtungen aus einander, werden aber bald unfähig zum Abfliegen. In diesem Zustande habe ich sie dann möglichst auf ein Häufchen zusammengekehrt, und nach Bienenart krallten sie sich dann an einander. Nachdem sie ruhig an einander gedrängt verharrten, führte ich die Quecksilbersäule eines Normalthermometers in den Ballen ein. Das kleinste Häufchen Bienen mochte gegen 50 Stück zählen. Ich traute meinen Augen kaum, als ich die Quecksilbersäule von 0° auf + 26° steigen sah. Auf diesem Stande verharrte sie, solange der Versuch währte. Nahm ich drei und vier Mal soviele Bienen zum Versuch heran, so wurden + 31 bis 32° C. erzielt. Dieses Ergebniss halte ich für den Ausdruck der Bienen-Blutwärme. Wenn man die Fehlerquellen des Versuchs in Rechnung zieht, so dürfte es nicht als gewagt erscheinen, die Blutwärme der Bienen mit jener der Säugethiere zu vergleichen. (Nähere Angaben der Versuche: „Illustrirte Bienenzeitung“. 1902.)

2) Ich betone ausdrücklich: junge Mutterbiene; denn wie meine Gegner behaupten, kann ja dieselbe keine Eier legen, aus welchen Drohnen entstehen.

Schwarm ausziehen. Ohne dieselbe ziehen sie sogar meistens aus; ein erneuter Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung der Schwärme als Störungserscheinungen des Normalzustandes.) Bleibt die Colonie, so ist nunmehr folgendes Verhältniss hergestellt: Eine Colonie, welche lediglich auf Befriedigung des physiologischen Normalzustandes hindrängt[1]), steht gegenüber einem erstarrten Ausdruck geschlechtlicher Regungen zur Erzeugung männlicher Thiere, den es als Niststätte für Arbeitsbienen nicht umgehen kann. Nach Dzierzon's Theorie müssten nun in dieser Lage der Colonie entweder überhaupt keine Nachkommen entstehen, weil die Mutterbiene den Zeitpunkt nicht mehr für geeignet hält, jetzt noch Drohnen auf die Welt zu setzen und daher keine Eier in die Zellen hineinlegt, oder es müssten Drohnen entstehen, wenn diese sich dennoch entschliesst, Eier in diese Zellen abzulegen. Die Sache verläuft aber ganz anders. Man wird schon am nächsten Morgen hier und da abgelegte Eier wahrnehmen. Sieht man jedoch einige Stunden später nach, so sind sie an den Stellen wieder verschwunden und an anderen Stellen zeigen sich solche.

Wir ersehen hieraus: Das Mutterthier folgt innerhalb des warmen Brutnestes lediglich seinem Legetrieb, wenn nur die Eier in Zellen hinein gelangen. Die Arbeiter aber können keine Eier an solchen Stellen brauchen, wo noch nicht der ihrem physiologischen Zustande entsprechende Boden zur Aufnahme solcher geschaffen ist.

Da normaler Weise die Zellenform in Einklang mit der Thierform stehen muss, so versuchen die Bienen zunächst die Umgestaltung der Drohnenzellen in Arbeiterzellen. Das gelingt ihnen aber nicht. Hier und da bringen sie höchstens kleine Verengungen am Innenrande des Zellenausgangs zu Stande. Während dieser vergeblichen Versuche sondern aber, dem physiologischen Zustand entsprechend, ganz unwillkürlich Drüse $a + b$ im constanten Mischungsverhältniss ihre Secrete ab, und damit ist die Vorbedingung zur Entstehung von Arbeitern gegeben: Die Drohnenzellen sind in Pseudoarbeiterzellen umgewandelt worden: Die abgelegten Eier werden nun nicht mehr aufgefressen, sondern weitergepflegt und entwickeln sich zu Arbeitsbienen.

1) Erfahrungsgemäss werden namentlich bei kleineren Colonien mit junger, begatteter Mutterbiene um diese Zeit keine Drohnen mehr herangebildet, insbesonders dann, wenn sie in solchen Fällen die Brutpflege erst von Neuem wieder aufnehmen muss.

Ich hebe hier, wie schon vorausgehend, nochmals hervor: Die Eiablage des Mutterthiers kann ganz unmöglich durch specifische, physiologische Reizeindrücke geregelt werden, die von den Zellen ausgehen und die Entwickelungsrichtung der Eier bestimmen, denn sonst würde das Thier nicht Eier ablegen, die von den Arbeitern wieder aufgefressen werden. Verhält es sich doch hier genau ebenso, wie wir das nach Versuch X auch bei der unbegatteten Mutter wahrgenommen haben. Setzt man eine starke Colonie schon früher auf lauter Drohnenzellenbau, so wird ein Theil der Zellen nicht umgewandelt, und in buntem Durcheinander entstehen Arbeiter und Drohnen gleichzeitig. Unter den hier gegebenen Bedingungen aber habe ich in den drei ausgeführten Fällen nur beim ersten neben lauter Arbeitern auch zwei Drohnen entstehen sehen.

Schreiten wir nun zum zweiten Theil des Versuchs und entfernen die Mutterbiene dann, wenn in unserer Colonie viele Eier und Larven vorhanden sind. Es entsteht eine grosse Erregung und in Folge hiervon bedeutende Temperaturerhöhung. Lassen wir aber die Colonie gewähren und stellen nach zehn Tagen den Befund im Brutnest fest, so finden wir neben der weit überwiegenden Zahl flachgedeckelter Zellen, welche Arbeitsbienen enthalten, a) mehrere herabhängende, eichelförmige Zellen, die Mutterbienen enthalten, und b) noch weit mehr hochgewölbte Zellen, die Drohnen einschliessen. Bei meinem letzten Versuch dieser Art habe ich sogar 241 Stück Drohnen gezählt. Dieser Versuch ist auch von Heck ausgeführt worden mit im Ganzen gleichem Erfolg und zwar mindestens sechsmal [1]).

Es wird uns aber durch diese Ergebnisse bewiesen:

1. Durch den Verlust der Mutterbiene wird der Trieb nach Erzeugung der beiden Geschlechtsthiere bei den Bienen rege, und die Thiere sind thatsächlich fähig, auch Männchen in grosser Anzahl dann heranzubilden, wenn ihnen Arbeiterlarven und Eier gleicher Entwicklungsrichtung in Drohnenzellen zu Gebote stehen.

2. Die Embryonen für Arbeitsbienen müssen bis zu einer gewissen Entwicklungshöhe geschlechtlich

1) „Bienenzeitung“ 1898 und „Hessische Biene“ 1902.

nach beiden Richtungen hin entwicklungsfähig, also noch neutral sein.

Den Beweis hierfür habe ich, mit Mulot in Gemeinschaft, auch direct erbracht. Aus einem Stückchen Drohnenwabe aus einem Normalstock, das mit jungen Larven besetzt war, entfernten wir alle vorhandenen Larven, und untersuchten wiederholt, ob wir auch keine übersehen hatten. Hiernach übertrugen wir ganz junge Larven aus Arbeiterzellen und stellten das so vorbereitete Versuchsobject in eine mutterlos und brutlos gemachte, kleine Colonie ein. Viele Larven verschwanden. Nach einigen Tagen konnten wir 17 % Mutterthiere, 46 % Drohnen und 37 % Arbeitsbienen feststellen.

Die genauen Angaben, vor Allem auch Zeitangaben, finden sich in „Nördlinger Bienenzeitung", Jahrg. 1898 S. 242.[1])

In ihrer Umbildungsfähigkeit unterscheiden sich Arbeiterlarven wesentlich von Larven mit der Entwicklungsrichtung von Geschlechtsthieren, die in Mutter- und Drohnenzellen unter normalen Coloniezuständen heranwachsen. So viele Versuche ich auch angestellt habe, aus ganz jungen Larven derart andere Thierformen heranbilden zu lassen: stets fielen sie negativ aus. O. vom Rat aber hat den positiven Beweis durch anatomische Untersuchung dafür erbracht, dass nur geschlechtliche Miss- und Rückbildungen entstehen, wenn die Arbeiter versuchen, aus einer Drohnenlarve nachträglich noch eine Mutterbiene heranzubilden. Der Geschlechtscharakter wahrer Geschlechtsthiere muss daher von vornherein bei ihnen eine derart bestimmte Richtung einschlagen, dass eine Umwandlung nicht mehr möglich ist, sobald sie ins Larvenstadium eingetreten sind. Vor Eintritt dieses Stadiums werden aber durch die Arbeiter niemals Zellenumformungen zur Heranbildung von Mutterbienen vorgenommen, die unter Normalverhältnissen den Ausgangspunkt für die solchen Thieren entsprechende Beeinflussung bilden.

Bei den Honigbienen existiren hiernach zwei verschiedene Geschlechtsbildungsformen neben einander, die ihre Herkunft nur der eigenartigen Uebertragung der Geschlechtsfunctionen auf zwei verschiedene Thierformen verdanken.[2])

---

1) Trotzdem hat Petrunkewitsch in seiner erwähnten Arbeit die Behauptung ausgesprochen, dieser Versuch habe keine Beweiskraft, da die genauen Zeitangaben mangelten.

2) Ich vermuthe, dass diese Entwicklungweise mit der Herkunft der Biene aus einem Stamme hermaphroditer Würmer in Zusammenhang steht, ja, dass sich

Aber ein Drittes lehrt uns noch dieser Versuch:

Die Bienenzelle in ihrer heutigen Gestalt als Regulator der Geschlechtsentwicklung bei den Bienennachkommen kann nichts Ursprüngliches, sondern muss etwas Erworbenes sein.

Hätten die Zellen von Urbeginn an den heutigen Zwecken gedient, so könnten ganz unmöglich die Bienen in den Drohnenzellen Arbeiter heranziehen. Nachdem sie derselben aber die wahrhaft geschlechtsbestimmenden Elemente imprägnirt haben, gelingt ihnen das. Wenn dann nach Wegnahme der Mutter aus der Colonie mit diesen Pseudoarbeiterzellen namentlich die Drohnen wieder in grosser Zahl hervorgehen, so ist dieser Vorgang leicht zu verstehen. Brauchen doch die Bienen, um ihren Trieb nach Erzielung von Drohnen zu befriedigen, nur die vorliegenden Zellen ihrer wahren Bestimmung gemäss wieder zu behandeln.

Viel schwieriger ist es schon, aus dem vorliegenden Material Mutterthiere zu erzielen, denn das erfordert den Umbau der Zellen. Wenn aber dennoch auch bei den natürlichen Schwarmvorgängen meist ziemlich viele Mutterbienen angelegt werden (ich habe deren einmal 87 in einer Colonie gezählt), obschon sie sich dem Bau der Gruppenzellen als Ganzes nicht einfügen lassen, so dürfen wir hieraus mit höchster Wahrscheinlichkeit schliessen: Es ist nur ein Ergebniss des Entwicklungsverlaufs der Bienencolonie, wenn heute in derselben normaler Weise anstatt vieler Weibchen nur eines geduldet wird. Habe ich doch in diesem Frühjahr wieder auf meinem Stande eine Colonie entdeckt, in welcher zwei rüstige Mütter auf derselben Wabe friedlich Eier nebeneinander ablegten.

Sehen wir in den eintretenden Erscheinungen nach Wegnahme der Mutter sich das Triebleben der Bienen concentriren auf Heranzucht von Geschlechtsthieren, so möge der nächste Versuch zeigen, wie sich diesem Triebe diejenigen so überraschend unterordnen, welche wir in der Normalcolonie zum Ausdruck gelangen sehen.

Versuch XII.

Im Monat Mai entnehme man einer Normalcolonie die Mutterbiene und alle Brutwaben bis auf eine, deren Larven aber schon

nur durch diesen Zusammenhang die Entstehung von getrennten Geschlechtern erklären lässt.

alle eingeschlossen sind. Den hierdurch beschränkten Sitz für die vielen Bewohner erweitere man durch Einfügen von Rähmchen mit Wabenanfängen. Für die Regel schon am folgenden Tag wird man eine grössere Anzahl von Mutterzellen, namentlich an den Wabenanfängen, vorfinden. Bei guter Tracht wird man auch neue Gruppenzellen an den Wabenanfängen entstehen sehen, aber ausschliesslich — Drohnenzellen. Arbeiterzellen errichten die entmutterten Bienen erfahrungsgemäss auch in solcher Lage niemals, wo sie im Normalzustand solche stets aufführen würden.

An Zellen fehlt es nun nicht mehr zur Heranzucht von Geschlechtsthieren, wohl aber an den nöthigen Eiern zur Pflege. Der Weg zur Erlangung solcher ist zu interessant und lehrreich, als dass ich nicht versuchen sollte, etwas eingehender darüber zu sprechen.

Beobachtet man in einer Normalcolonie die Vorgänge beim Legen des Mutterthieres, so gewahrt man, wie stets eine Anzahl von Arbeitern bereit steht, mit den Köpfen der Mutter zugekehrt, um — man gestatte mir einmal, die mir zutreffend erscheinende Bezeichnung auszusprechen — um die ihnen specifisch eigene Form der Geschlechtsbefriedigung an dem Mutterthiere auszuüben. Hat die Mutter vier bis fünf Eier in raschem Tempo hintereinander abgelegt, so ruht sie etwas, und nun reichen ihr die nächststehenden eifrig den Rüssel oft in grösserer Zahl nach einander. Auf diesem Wege wird das Mutterthier zu einer höchst ergiebigen Absatzquelle für die Production der Arbeiter an Bildungsstoffen.

In unserem Versuche aber fehlt die Mutterbiene, und da wird man denn jetzt beobachten können, wie sich die Thiere selbst unter einander als Geschlechtsthiere behandeln durch gegenseitiges Darreichen der Bildungsstoffe. Die Wirkung ist eine geradezu erstaunliche. Oft schon nach wenigen Tagen vermögen dieselben Thiere, bei welchen man laut Untersuchungsergebnissen von Leuckart in den wenigen Eiröhren für die Regel keine Spur von Eianlagen antrifft, thatsächlich Eier zu produciren. Wo legen sie dieselben hin? Nun, wenn meine Anschauungen richtig sind, so müssen sie dieselben dahin bringen, wo Zellen für Geschlechtsthiere angelegt wurden. So geschieht es denn auch, und niemals wird man zu Anfang einer solchen Entwicklungserscheinung dann Eier in Arbeiterzellen antreffen, wenn innerhalb des Bienensitzes Drohnenzellen vorhanden sind, und die Raumverhältnisse das Anlegen von Mutterzellen gestatteten. Haben sie längere Zeit vergeblich versucht, aus diesen

unvollkommenen Eiern Mütter heranzubilden, und die Zahl der Eiproducenten hat sich in's Unübersehbare vermehrt, dann legen sie auch Eier in Arbeiterzellen ab. Verliert eine Colonie mit eierlegenden Arbeitern innerhalb der nächsten zwei Monate nicht zu viele Arbeiter, so scheinen sie nach dieser Zeit auch wieder Arbeiterzellen zu bauen, falls die Trachtverhältnisse hierzu anregen. Ein solcher Fall ist mir wenigstens ein Mal begegnet.

Diejenigen Versuche, welche mir die absolute Gewissheit der Richtigkeit meiner Annahme gebracht haben, wonach das Mutterthier nur befruchtete Eier nach erfolgter Begattung ablegen kann, sind folgender Art gewesen: In Arbeiterzellen von Colonien mit nur eierlegenden Arbeitern wurden hunderte von soeben durch normale Mütter in Normalverhältnissen den Drohnenzellen einverleibten Eiern künstlich übertragen. Dass das Erzielen von Lebewesen aus übertragenen Eiern nur eine Glückssache, ein günstiger Zufall sein kann, folgt aus der Entwicklungsweise derselben.

Die Verklebung derselben mit dem Zellenboden reicht gerade aus, um ihrer Bearbeitung durch die Mundtheile der Arbeiter Stand zu halten. Erfolgt nun deren Ablösung vom Boden und die Uebertragung in andere Zellen, so kann sie für die Regel nicht mehr hinreichen, um der Berührung durch die ausgeschiedenen Säfte Seitens der Biene ohne Ablösung vom Zellenboden genügend Widerstand zu leisten. Die Eier bleiben vielmehr an den Mundtheilen der Arbeiter hängen und werden von ihnen aufgezehrt.

Trotzdem habe ich in Folge beharrlicher Versuche aus Tausenden von so übertragenen Eiern fünfunddreissig bis vierzig Stück Arbeitsbienen gewonnen.

Diese Versuchsergebnisse müssen für jeden entscheidend sein, der mit dem Entwicklungsmechanismus in der Bienencolonie vertraut ist und logisch zu schliessen vermag, denn:

Da aus dem unbefruchteten Bienenei niemals etwas Anderes als die männliche Bienenform hervorgeht, da aus dem in die Drohnenzelle abgelegten Ei unter Normalzuständen, welchen diese übertragenen Eier entstammten, niemals etwas Anderes entsteht, als die normale Drohne, so folgt hieraus, dass die von mir übertragenen Eier befruchtet waren, und dass somit auch normale Drohneneier befruchtet sind.

Ausserdem ist es Meyer und Hensel sogar gelungen, aus eben

in Drohnenzellen abgesetzten Eiern echte Mutterthiere durch Uebertragung derselben in Mutterzellenanfänge zu erzielen.[1])

Wie ich übrigens bestimmt glaube, sind die Zeiten vorüber, welche mir so aussergewöhnliche Opfer auferlegten, um mich mit absoluter Gewissheit vom Befruchtetsein normaler Drohneneier überzeugen zu können. Dem schon genannten Bienenforscher Petilliot gebührt das Verdienst, eine Methode dieses Nachweises entdeckt zu haben, die verhältnissmässig leicht auszuführen ist. Durch dieses Verfahren ist es uns möglich gemacht, auch ohne Vornahme von Eiübertragung aus solchen Eiern Arbeiter zu erzielen, die unter völlig normalen Verhältnissen in Drohnenzellen abgelegt werden, und die an Ort und Stelle erfahrungsgemäss stets nur Männchen ergeben würden. Mit Rücksicht auf die Wichtigkeit der Sache mögen die betreffenden Ausführungen Petilliot's in „Rheinische Bienenzeitung“ 1902, S. 151, hier folgen:

„Um dieselbe Zeit setzte ich ein Völkchen auf nur Drohnenbau, um einen Versuch mit Reinzucht zu machen, wenn keine Drohnen mehr sonst sein werden. Nebenbei wollte ich eine Drohnenwabe, in normalem Volk bestiftet, zwischenhängen, um gleichzeitig nach dieser Seite Erfahrungen zu sammeln. Am 1. August fand ich nach vielen vergeblichen Revisionen endlich die gewünschte, durchaus bestiftete Wabe; die Königin hingegen auf der vorherigen Wabe beim Legen. Sehr glücklich war ich also nicht, weil ich die Majestät nicht auf der Versuchswabe selbst legend antraf.[2]) Diese in normalem Brutlager bestiftete Drohnenwabe hing ich hinter Absperrgitter[3]) in mein Drohnenvölkchen ein.

Am 3. August war unser Verein auf meinem Stande versammelt. Bei dieser Gelegenheit öffnete ich auch das Drohnenvölkchen und zeigte die Brut, wie auch die normal bestiftete Wabe. Es befanden sich in derselben nach zwei Tagen[4]) schon viele kleine Maden, die

---

1) „Bienenzeitung“ 1898 S. 274 u. 337.

2) D. h. weil die Eier in Folge ihres Alters schon zu sehr den Einflüssen zur Heranbildung von Drohnen unterworfen waren, wie hervorgeht aus den Zeitangaben über das Erscheinen von Maden und dem Entwicklungsverlauf der Wesen.

3) Absperrgitter ist eine Vorrichtung, die zwar den Arbeitsbienen den Zutritt zu der hinten eingehängten Wabe gestattete, nicht aber auch der Mutterbiene, da sie die engen Schlitze dieses allgemein verbreiteten Bienenzuchthülfsmittels in Folge ihres umfangreicheren Thorax nicht passiren kann. D. V.

4) Die normale Entwicklungszeit des Bieneneies beträgt drei Tage. D. V.

also für den Versuch schon verloren waren. Aber auch noch einige Eier waren vorhanden und Lücken wurden bemerkt. Als ich am 8. August wieder nachsah, war die Wabe grössten Theils mit Honig gefüllt, und ausserdem waren noch flach gedeckelte Zellen, wie einige offene Maden vorhanden. Es machte auf mich den Eindruck, dass ich wohl zwanzig flach gedeckelte Zellen erzielen könnte. Am 9. August fand ich nach genauer Prüfung noch sieben flach gedeckelte (also künftige Arbeiter enthaltende) Zellen vor. Es waren offenbar schon verschiedene ausgerissen, was am 11. August Abends bestimmt erkannt wurde, weil nur noch fünf standen."

Nach weiteren Mittheilungen Petilliot's wurden die Zellen in Gegenwart zweier Zeugen am 13. August Nachmittags geöffnet. Die fünf Nymphen erwiesen sich in allen Merkmalen als regelrechte und vollkommen entwickelte Arbeiternymphen der entsprechenden Altersstufe.

Dieser Darstellung muss ich noch einige erläuternde Bemerkungen zufügen.

Durch meine umfangreichen Eiübertragungsversuche habe ich festgestellt, dass Eier, die unter normalen Koloniezuständen den Drohnenzellen entnommen wurden, um sich in Bienenzellen weiter zu entwickeln, nach eingetretenem Larvenzustand dann höchst auffallende Störungserscheinungen zeigten, wenn dieselben in den Drohnenzellen den Einflüssen der Arbeiter schon unterstanden hatten. Der vordere Körperpol erhebt sich bei so erzielten Larven in gewissen Zeitperioden in ruckweiser Links- und Rechtsdrehung nach der Zellenöffnung hin. Er senkt sich dann wieder zu regelrechter Lage und verharrt längere Zeit in ihr. Dann wiederholt sich die Erscheinung. Um eine solche Larve ist es aber geschehen, sobald während der Zeit solcher abnormer Bewegungsvorgänge eine fütternde Biene eindringt. Ein Reiz trifft das Thier dann, der in den Maschinerieplan nicht passt. Es packt den Fremdkörper und zerrt ihn aus der Zelle.

Ueber die Ursache des Verschwindens der Larven auch noch nach dem Verschluss der Zelle sei Folgendes ergänzt: Die Larve in Bienen- und Drohnenzellen rotirt während der erstern fünf Tage parallel dem Zellenboden. Um die noch vorhandenen Futterreste auf demselben zu erlangen, kehrt sie nach Ablauf dieser fünf Tage im Verlaufe einiger Stunden die beiden Körperpole dem Boden zu. Damit wendet sich der Rücken dem Ausgang der Zelle zu, und

jetzt erfolgt allmählich der Zellenschluss. Die Larve tritt jetzt die mehrere Tage währende Zellenlängsrotation in der geschlossenen Zelle an[1]). Die Wachsthumsstörungen, welche durch die schon vorausgegangene, andere Beeinflussung veranlasst werden, haben bei solchen Larven im Gefolge, dass der Verschlussdeckel mit dem Kopftheil durchbrochen wird. Zwei, drei Bewegungsstösse von der inneren Körpermasse her genügen, um das Schicksal der Larve zu besiegeln. Sie wird von den Bienen gepackt und herausgezerrt.



Fig. 1.

Solche Erscheinungen treten aber niemals auf bei der Entwicklung von unbefruchteten Eiern unter gleichen oder ähnlichen, künstlich herbeigeführten Entwicklungsmodificationen. Daher glaube ich behaupten zu dürfen: Und hätte Petilliot durch seinen Versuch auch nur eine einzige Arbeiterin auf dem eingeschlagenen Wege erzielt, er hätte damit allein schon den ausreichenden Beweis für meine Behauptung erbracht: Auch die normalen Drohneneier sind befruchtet.

---

1) Auf Darstellung der höchst interessanten Bewegungs- und Begleiterscheinungen dieser Drehungsweise kann ich leider mit Rücksicht auf den Umfang der Arbeit nicht eingehen.

In kurzer Zusammenfassung ergeben aber die obigen Darstellungen: Aus Arbeitereiern kann man Drohnen erziehen und umgekehrt. Die von der normalen Mutterbiene abgesetzten Eier müssen daher auch alle befruchtet sein, und somit kann von ihr die Geschlechtsbestimmung nicht abhängig sein. Da man ferner durch Secretübertragung die Zukunft des Eies bestimmen kann, so ist dieses das Ausschlaggebende.

Kurzer Nachtrag.

Zu Veranschaulichungszwecken gebe ich noch eine schematische Darstellung der bis jetzt bekannten Kopf- und Brustdrüsen der Honigbienen bei. Die Abbildung ist der E. v. Lacher'schen anat. Bienentafel Nr. III entnommen. Der Hinterleib wurde bei der photographischen Aufnahme verdeckt, und die zugefügten Buchstaben *a*, *b*, *c* wurden in Uebereinstimmung gebracht mit den in meiner Abhandlung zur Bezeichnung der Drüsen gewählten.

(Aus dem thierphysiol. Laboratorium der landw. Hochschule zu Berlin.)

Untersuchungen zur Methode der Fettbestimmung in thierischem Material.

Von

Dr. phil. **W. Glikin.**

Inhalt:

Seite
1. Zur Geschichte und Kritik 107
2. Experimenteller Theil 117
   A. Prüfung der üblichen Methoden 117
   B. Eine neue Methode der Fettbestimmung 139

I. Zur Geschichte und Kritik.

Wer sich mit Fettbestimmungen beschäftigt hat, dem werden alle Schwierigkeiten, die in den Weg treten, wohl bekannt sein. Schon beim Trocknen der Substanz steht man vor einer Alternative, — entweder ein lange dauerndes Trocknen bei gewöhnlicher Temperatur und verhältnissmässig genaue Resultate zu erzielen, oder ein ziemlich schnelles Trocknen bei einem mehr oder weniger hohen Wärmegrad und sich mit ungenauen Resultaten zufrieden zu geben. Das Trocknen der Substanz ist für die Analyse von besonderer Wichtigkeit, weil der Aether Spuren von Wasser und mithin auch wasserlösliche Verbindungen aus der Substanz aufzunehmen vermag.

Von vielen Seiten wurde vorgeschlagen, die Substanz bei verschiedener Temperatur 50° bis 70° bis 100° zu trocknen. Argutinsky (1) empfiehlt das Trocknen bei gewöhnlicher Temperatur im Vacuum über Schwefelsäure vorzunehmen, wobei diese Methode auf Muskeln wie auf verschiedene andere Gewebe anwendbar ist und genauere Resultate erzielt als das Trocknen bei hoher Temperatur. Bogdanow (2) trocknet das Fleisch nach einem von Herrn Prof. N. Zuntz und Hagemann für Fett- und Kothanalyse viel benutzten Verfahren bei niedriger Temperatur in einem evacuirten

Raume über Schwefelsäure im Leuchtgasstrome, wobei das Gas zuerst mit Schwefelsäure gewaschen durch Kalilauge und Kalistücken durchgeleitet wird. Voit (3) führt die Trocknung auf folgende Weise aus: Die Substanz wird mit so viel Alkohol zusammengerührt, bis die Masse krümelig wird, und bleibt auf dem Wasserbade stehen, bis aller Geruch nach Alkohol verschwunden ist und die Masse pulverisirbar geworden ist, was ungefähr 15 Stunden dauert. Voit meint, dass manche bei einer Temperatur von unter 80 ° getrocknete Substanzen während des Pulverisirens Wasser anziehen und sich in Folge dessen schwer pulverisiren lassen. Die Wirkung des Alkohols beruht, wie Voit vermuthet, darauf, dass er osmotische Vorgänge einleitet, dadurch die in ihm löslichen Körper der Substanz entzieht und für weitere Eingriffe zugänglich macht. Die Substanz wird also dadurch entwässert, zugleich aber der Siedepunkt der Flüssigkeit herabgesetzt und so eine raschere und vollständigere Trocknung erzielt.

Wenn wir diese Trocknungsmethoden in Betracht ziehen, so müssen wir uns die Frage stellen: Was geschieht mit der Substanz bei hoher Temperatur? Verliert sie nur ihr Wasser oder noch andere in ihr enthaltene flüchtige Verbindungen, oder wird sie dabei auch zersetzt? Dass die Substanz bei einer Temperatur bis 100° einen Theil ihrer flüchtigen Verbindungen verliert, unterliegt keinem Zweifel. Unter diesen flüchtigen Verbindungen sind auch flüchtige Säuren anzunehmen, also schleicht sich bei der Feuchtigkeitsbestimmung ein bedeutender Fehler ein. Man findet auf solche Weise einen höheren Wassergehalt, als er in der That ist, und einen geringeren Fettgehalt, was für die Genauigkeit der Analyse nicht von besonderem Vortheil ist. Ob die Substanz eine Zersetzung erleidet, lässt sich nicht mit Sicherheit sagen, aber die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass die in der Substanz vorhandenen Fette bei 100° in der Gegenwart von Wasser oder, wie Voit verfährt, von Alkohol eine Spaltung erleiden. Es ist auch durchaus nicht unmöglich, dass sich unbekannte Spaltungsproducte bilden, die vom Aether mit extrahirt und als Fett bestimmt werden. Demnach ist ein mehr oder weniger hoher Wärmegrad nicht als indifferent zu betrachten und es ist, meiner Meinung nach, das Trocknen der Substanz in Vacuo bei gewöhnlicher Temperatur vorzuziehen.

Wenden wir uns nun zur Extraction der Fette. Wie bekannt, wurde von verschiedenen Autoren eine ganze Reihe von Methoden

mit Modificationen vorgeschlagen, die auf die Löslichkeit des Fettes in verschiedenen Lösungsmitteln, wie Aether, Alkohol, Chloroform und mehrere andere, und auf eine Lösung der Substanz mittelst Pepsin-Salzsäure, Kalilauge u. A. gegründet sind, wobei diejenige Methode als die beste betrachtet wird, die mehr in Aether lösliche Extractivstoffe gibt. Um einen vollständigen Ueberblick über die Methoden zu gewinnen, fand ich es für zweckmässig, sämmtliche Methoden in drei Gruppen einzuteilen: 1. Aetherextraction, 2. Verdauungsmethode oder Aufschliessungsmethode, und 3. Alkoholmethode (Alkoholbehandlung mit darauffolgender Aether- oder Chloroformextraction).

Zunächst wollen wir die Aetherextraction betrachten. Wie bekannt, ist es bis jetzt noch nicht gelungen, einen Endpunkt des Extrahirens mit Aether zu erreichen, und bei einer genauen Bestimmung bleibt nichts übrig, als die Extraction ad infinitum fortzusetzen. Zuerst hat Pflüger (4) den Versuch gemacht, den Endpunkt zu erreichen. Zu diesem Zweck extrahirte er im Soxleth-schen Apparate (5) fein gepulvertes Pferdefleisch vierzehn Tage lang, täglich ca. zehn Stunden, wobei er das gewonnene Fett von jedem Tage bestimmte und erhielt folgende Resultate: 3—5 g Trockensubstanz gaben am ersten Tage 120—150 mg, dann 2—20 mg, 3—10 mg und so jeden Tag langsam fallend bis 1—5 mg, die während der ganzen Dauer der Extraction constant blieben; auch bei einer Extraction von 4—5 Wochen blieb diese Zahl unverändert. Die Ursache dieser Erscheinung hat Pflüger nicht in der geringen Menge Aether gesucht, sondern im allzulangsamen Eindringen des Aethers in die thierische Substanz. Um bessere Resultate zu erzielen, übergoss er die gepulverte Substanz mit Aether und liess sie unter öfterem Umschütteln stehen. Beim ersten Auszuge, der einige Tage dauerte, hat er fast die ganze Menge Fett gewonnen. Bei ein- oder zweimaliger Wiederholung dieser Manipulation hat Pflüger das ganze Fett erhalten, d. h. den Endpunkt der Analyse erreicht.

Aus den Versuchen von Argutinsky stellt sich aber heraus, dass Pflüger's Resultate nicht vollständig genau sind. Nach wochenlangem Stehenlassen in kaltem Aether unter öfterem Umschütteln erhielt Argutinsky im Soxleth'schen Apparate noch bedeutende Extractmengen und nach achttägigem Extrahiren war die Substanz noch nicht vollständig entfettet. Argutinsky begnügte

sich mit diesen Resultaten und hielt die Extraction für beendet, da es ihm nicht gelungen ist, den Aether ohne Rückstand zu erhalten.

Auch Dormeyer (6) ist es nicht gelungen, eine vollständige Erschöpfung der Substanz an Fett durch Aetherextraction zu erreichen. Nach Monate langem Extrahiren im Soxhlet'schen Apparate erhielt er in den folgenden 38 Stunden noch 0,5 % der gesammten Extractmenge. Er erklärte auch diese Erscheinung durch das langsame Eindringen des Aethers in die Substanz und hält für nothwendig, diesen Umstand durch erneutes Pulverisiren zu beseitigen, wobei das Gewebe in seinem Zusammenhange und die einzelnen Zellen selbst zerstört werden.

Bogdanow nimmt die Möglichkeit an, dass ein Theil des Fettes durch die Substanz mechanisch zurückgehalten wird, denn die feingepulverte Substanz bildet im Soxhlet'schen Apparate eine hohe Säule mit feinsten Poren, durch die jede Fettlösung verschieden lange Strecken durchzugehen hat, sie kann also mehr oder weniger als eine poröse Platte veränderlicher Dicke wirken. Zur Prüfung dieser Annahme stellte er folgenden Versuch an: Eine Patrone war mit feinem Seesand gefüllt, der mit etwas Kreide gemischt war. Obenauf wurden 1,6692 g Mandelöl und 3,392 g Stearinsäure gebracht und alles mehr als eine Woche extrahirt. Nach siebentägigem Extrahiren enthielt die Patrone nur noch 0,0022 g.

Die Thatsache, dass $^{3}/_{5}$ des gesammten Fettes innerhalb weniger Stunden extrahirbar sind, während der Rest nur langsam gewonnen werden kann, brachte Dormeyer auf den Gedanken, dass verschiedene Arten von Fett in den Muskeln vorhanden sind, nämlich: der leicht extrahirbare Teil des Fettes, der als Reservestoff in dem interstitiellen Bindegewebe aufgespeichert ist, und der erst nach vollständiger Desorganisation des Gewebes extrahirbare Teil, der sich in dem Muskelparenchym vorfindet.

Dieser Gedanke beschäftigte auch Bogdanow, und er hat eine Reihe von Versuchen angestellt, um die chemische Zusammensetzung der nach einander gewonnenen Aetherextracte des Fleisches zu bestimmen und dadurch zu beweisen, dass zwei Arten von Fett in dem Muskelfleisch vorhanden sind. Bogdanow beobachtete in seinen Versuchen, dass der Gehalt an freien und flüchtigen Säuren mit der Dauer der Extraction bedeutend zugenommen hat. Dieses fast regelmässige Auftreten von freien und flüchtigen Fettsäuren führte ihn zu der Annahme, dass das zuletzt extrahirbare Fett ein

von dem zuerst gewonnenen verschiedenes ist. Der Umstand, dass das Fett während der Extraction möglicher Weise eine Zersetzung erleidet, die als Ursache der Zunahme der freien und flüchtigen Fettsäuren betrachtet werden könnte, veranlasste Bogdanow einen Versuch anzustellen, um festzusetzen, wie gross die Differenzen sind. Zu diesem Zwecke wird das aus Pferdefleisch gewonnene Fett 6 Tage lang im Soxhlet'schen Apparate erwärmt.

	Vor d. Erwärmen	Nach d. Erwärmen
Flüchtige Fettsäuren	0 %	2,39 %
Freie Fettsäuren	12,78 %	14,34 %
Verseifbares	86,88 %	80,11 %
	99,66 %	96,84 %.

Das Ergebniss dieses Versuches bestätigte nur Bogdanow's Annahme, denn die Differenzen im Vergleich mit den bei der Extraction auftretenden freien und flüchtigen Fettsäuren (Bogdanow fand in den späteren Auszügen ca. 200 % freie Fettsäuren) sind derart gering, dass man diese auffallende Erscheinung unmöglich auf eine Zersetzung des Fettes während der Extraction zurückführen kann. Bogdanow nimmt an, dass die zuletzt extrahirbaren Fettmengen, die also besonders schwer aus dem Fleische zu entfernen sind, des grossen Gehaltes an flüchtigen Fettsäuren wegen näher dem Butterfett als dem des thierischen Fettgewebes stehen.

Voit meint, dass es nicht nothwendig wäre, eine Verschiedenheit in der Zusammensetzung des Fettes in dem Bindegewebe und den Muskelzellen anzunehmen, wenn wir das in Betracht ziehen, dass Verunreinigungen, die aus in Aether schwer löslichen und auch in Wasser löslichen Stoffen bestehen, vom Aether nur langsam ausgezogen werden und dann in relativ grösserer Menge auftreten, wenn das Fett zum grössten Theil ausgezogen ist. Solche Stoffe entstehen auch zum Theil erst bei der Extraction durch Zersetzung des Fettes oder auch von anderen Substanzen unter dem Einflusse der ständigen Aetherverdunstung. Die Zersetzung würde natürlich an der Stelle am bedeutendsten sein, die für den Sauerstoff am leichtesten zugänglich ist, das ist in der Hülse des Cylinders, die zur Aufnahme der Substanz dient. Sie würde aber auch in dem Fettkölbchen selbst eintreten können.

Wenden wir uns zur Verdauungs- oder Aufschliessungsmethode.

Pflüger (4) kam zuerst auf den Gedanken, das Gewebe in Citronensäure aufzulösen und auf solche Weise das gesammte Fett

zu gewinnen. Die thierischen Organe, sogar die grob zerschlagenen Knochen, werden auf dem Wasserbade in einer 5 bis 20 %igen Citronensäurelösung zur Auflösung gebracht. Das Fett kann nach dem Erkalten abgeschöpft und die saure Lösung mit Aether ausgeschüttelt werden, in dem die Citronensäure fast unlöslich ist. Die Aetherauszüge schüttelt man mit Wasser aus und verdunstet sie. Diese Methode scheint keine genügenden Resultate gegeben zu haben, da sie wenig angewandt wird.

Das ewig dauernde Extrahiren veranlasste Dormeyer, eine bessere, zuverlässigere Methode vorzuschlagen. Er betrat denselben Weg wie Pflüger; seine Methode besteht im Wesentlichen auch in einer Erschliessung der Substanz. Fein pulverisirte, in Vacuo getrocknete Substanz wird 4 bis 6 Stunden im Soxhlet'schen Apparate mit Aether extrahirt, um die Hauptmenge des Fettes aus der Substanz zu entfernen. Das hält Dormeyer für nothwendig, da die Substanz nach Entfernung der Hauptmenge des Fettes leichter zu pulverisiren ist und dadurch eine homogene Mischung ermöglicht wird; ausserdem wirkt ein grosser Fettgehalt störend auf die Verdauung ein. Aus der bereits mit Aether extrahirten, auf's Feinste pulverisirten und durchgemischten Substanz wird ein Theil, 2 bis 4 g, entnommen, mit 100 ccm der Verdauungsflüssigkeit verrührt und einer Temperatur von 37° bis 38° ausgesetzt. Die Verdauungsflüssigkeit wird aus Schweine- oder Hundemägen mit 0,5 %iger Salzsäure bereitet oder aus käuflichem Pepsin und Salzsäure (0,1 % Pepsin, 0,5 % Salzsäure) hergestellt. Die Dauer der Einwirkung ist bei Anwendung eines Magenschleimhautauszuges ¾ bis 2 Stunden, dagegen bei einem Pepsinpräparate 10 bis 24 Stunden. Da ein Theil der Substanz unverdaut bleibt, so muss man die Flüssigkeit filtriren, den Rückstand im Exsiccator trocknen und dann im Soxhlet'schen Apparate mit Aether ca. 40 Stunden extrahiren. Die von der Verdauung erhaltene Flüssigkeit wird mehrere Mal mit Aether ausgeschüttelt.

Athanasiu (7) fand Dormeyer's Verfahren für sehr umständlich, unbequem, und hat deshalb in seinen Versuchen die Methode einigermaassen vereinfacht. Er unterwirft die Frösche unmittelbar nach ihrem Tode, ohne sie getrocknet zu haben, der künstlichen Verdauung. Auf 250 g frische Substanz brauchte er 1 g Pepsin in 1 Liter 0,5 %iger Salzsäure gelöst.

Durch die Einführung des Percolators von Nerking (8) ge-

staltete sich die Verdauungsmethode einfacher und bequemer. Die künstlich verdaute Substanz wird anstatt der umständlichen und unsicheren Ausschüttelung, bei der Verluste unvermeidlich sind, der Behandlung im Percolator unterworfen. Die Resultate, die Nerking erhalten hat, übertreffen die der Dormeyer'schen Ausschüttlungsmethode. Dieses Verfahren bietet aber auch keinen geringeren Zeitaufwand.

Nerking versuchte auch den Verdauungsprocess dadurch zu ersetzen, dass er die Substanz mit 2 %iger Salzsäure auf dem Wasserbade während dreier Stunden kocht und dann 48 Stunden mit Aether extrahirt. Der ungelöste Rückstand kann mit extrahirt werden, oder er wird getrocknet und ca. 24 Stunden im Soxhlet'schen Apparate extrahirt, oder er wird auch nach dem Trocknen und Auswaschen mit warmem Aether mittelst 1 %iger Sodalösung gelöst und zusammen mit dem Filter im Nerking'schen Apparate extrahirt.

Die Frage, ob die in der Substanz enthaltenen Fette und Fettsäuren beim Kochen mit 2 %iger Salzsäure eine Zersetzung erleiden, lässt sich schwer beantworten. Zur Entscheidung dieser Frage hat Nerking Versuche mit thierischem Fett angestellt. Das Fett wurde durch vorhergehende Behandlung mit 4 %iger Natriumcarbonatlösung von den vorhandenen Fettsäuren absolut befreit und mit 2 %iger Salzsäure im kochenden Wasserbade drei Stunden behandelt. Das Ergebniss dieser Versuche war durchaus befriedigend. Nerking hat keine sichtbaren Veränderungen des Fettes beobachten können. Wie verhalten sich aber diese Resultate zu den analogen Bogdanow'schen? Eine Veränderung des Fettes in Bogdanow's Versuchen hat, wie wir gesehen haben, zweifellos stattgefunden. Vergleichen wir nun die Temperatur in den Versuchen von Nerking und Bogdanow, so sehen wir, dass Nerking das Fett auf 110° erhitzt hatte, während Bogdanow nur auf 35°, also müsste man eine Zersetzung desto eher annehmen; ausserdem ist die Salzsäure, wenn auch von so geringer Concentration, nicht als vollständig indifferentes Mittel zu betrachten. In dem Falle muss man auch das berücksichtigen, dass die Substanz ausser den Fetten noch andere Körper enthält, die beim Kochen mit Salzsäure eine Veränderung erleiden können und wahrscheinlich auch ihrerseits eine Wirkung auf die Fette ausüben.

Die Voit'sche (3) Modification weicht von der Dormeyer-schen Methode schon darin ab, dass Voit stets 4 g Substanz zuerst

mit Aether extrahirt und dann mit Pepsin-Salzsäure aufschliesst. Die Herstellung der Verdauungsflüssigkeit wird auf folgende Weise ausgeführt: Die Schleimhaut von drei Schweinemägen wird fein zerwiegt, mit 3 Liter 0,4 %iger Salzsäure zwei Tage stehen gelassen, dann kolirt und filtrirt. Zu der Flüssigkeit werden 6 ccm Chloroform hinzugefügt, um dieselbe längere Zeit unverändert aufbewahren zu können. Auf 4 g Substanz werden 300 ccm dieser Verdauungsflüssigkeit mit 300 ccm Wasser gebraucht; die Verdauung dauert 48 Stunden im Brutofen. Voit beobachtete, dass nach kurzer Zeit nur ein geringer Bodensatz zu sehen ist und dass nach dem Filtriren nur ein kleiner Belag auf dem Filter zurückbleibt. Der Aetherextract wird durch Lösen in Petroleumäther gereinigt.

Unlängst wurde eine neue Modification der Dormeyer'schen Methode von Schlesinger (9) veröffentlicht. Die Modification besteht darin, dass man kleine Mengen Substanz, ca. 1 g, anwendet, mit Aether extrahirt, der künstlichen Verdauung in 300 ccm Flüssigkeit im Thermostaten bei 37° bis 38° unterwirft und dann nach der Dietrich'schen oder Adam'schen Methode, analog wie die Milch, behandelt, d. h. die Flüssigkeit wird von zwei fettfreien Papierstreifen oder Watte aufgesaugt, getrocknet und zehn Stunden im Soxhlet'schen Apparate extrahirt.

Durch die Verdauungsmethode erhält man also bedeutend mehr Extractivstoffe als durch die gewöhnliche Aetherextraction. Was ist aber nun der durch die Verdauung erhaltene Extract? Besteht er nur aus Fett und Fettsäuren oder enthält er auch Beimengungen? Schon durch das längere Extrahiren im Soxhlet'schen Apparate werden in Aether schwer lösliche Stoffe in nachweisbarer Menge gewonnen, wenn man die Aethermengen berechnet, die die Substanz während der Extraction durchfliessen. Voit (3) behauptet, dass in einer Stunde die Substanz 500 ccm Aether umspülen. Ausserdem ist noch auch das in Betracht zu ziehen, dass der Aether nicht vollständig wasserfrei ist und ein Teil wasserlöslicher Körper mit in Lösung geht. Es werden desshalb auch beim Ausschütteln der sauren Verdauungsflüssigkeit erhebliche Mengen anderer Substanzen mit gelöst.

Um das so erhaltene Fett von den Beimengungen zu befreien, empfiehlt Voit, die Aetherauszüge mit Petroleumäther zu reinigen. Wenn man demnach nur die fettartige Substanz ohne die Beimengungen in Rechnung zieht, so erhält man nach Voit's Angabe,

durch die Verdauung eine Erhöhung des Fettgehaltes von höchstens 2 % des Gesammtfettes. Das ist, wie Voit meint, eine so geringe Differenz, dass man sie bei den meisten Untersuchungen vernachlässigen kann. Erhalten wir denn durch Auflösen in Petroleumäther reines Fett? Auf diese Frage werde ich noch Gelegenheit haben, zurückzukommen.

Denselben Weg wie Pflüger betreten auch Liebermann und Szekely (10). Ihrer Methode liegt zu Grunde dasselbe Princip — die Erschliessung der Substanz mit dem Unterschiede, dass hier das Fett durch Kalilauge frei gemacht wird. Die Methode besteht im Folgenden: 5 g Substanz werden mit 30 ccm 50 %iger Kalilauge ½ Stunde gekocht, nach dem Abkühlen fügt man 30 ccm Alkohol hinzu und nach zehn Minuten langem Kochen versetzt man das Gemenge mit 100 ccm 20 %iger Schwefelsäure, wobei die Flüssigkeit abgekühlt wird. Die völlig erkaltete Flüssigkeit wird mit 50 ccm Petroleumäther ausgeschüttelt und unter Umschütteln in Intervallen von 1 bis 2 Minuten eine Stunde stehen gelassen. Nach Zusatz einer gesättigten Kochsalzlösung werden 20 ccm Petroleumäther abpipettirt, mit 40 ccm säurefreiem 96 %igen Alkohol und 1 ccm Phenolphthaleïn versetzt und mit $\frac{n}{10}$ alkoholischer Kalilauge titrirt. Die Seifen werden nach dem Verdunsten des Petroleumäthers und Alkohols bestimmt. Aus der verbrauchten Menge Kalilauge, dem Gewicht der Seifen und der angewandten Substanz wird mittelst einer zu diesem Zwecke aufgestellten Formel der Fettgehalt in Procenten ausgerechnet.

Wie bei allen Methoden der Fettbestimmungen, so kann man auch hier die merkwürdige Thatsache constatiren, dass nicht alle Autoren übereinstimmende Resultate erhalten; der eine findet mehr, der andere weniger. Dass die Beimengungen nach dieser Methode grösser sind, ist höchst wahrscheinlich, da concentrirte Kalilauge nicht nur auf die Fette, sondern auch auf die ganze Substanz zersetzend wirkt und der Petroleumäther kein sicheres Schutzmittel gegen das Eindringen fremder Körper ist.

Die dritte Methode besteht in einer Alkoholvorbehandlung mit daraufffolgender Aether- oder Chloroformextraction.

Die umständliche Verdauungsmethode veranlasste nach einem leichteren und kürzeren Verfahren zu suchen. Bogdanow (11) constatirte zuerst, dass man durch Kochen mit Alkohol viel mehr

ätherlösliche Substanzen gewinnen kann als durch das gewöhnliche Extrahiren mit Aether allein. Die Substanz wird zuerst von der Hauptmenge des Fettes durch mehrtägiges Stehen in Aether befreit, fein pulverisirt und längere Zeit (3 Tage) mit 90 %igem Alkohol gekocht oder im Soxhlet'schen Apparate extrahirt. Der Extract wird dann durch Auflösen in kaltem Aether gereinigt. Bogdanow erhielt sehr gute Resultate: seine zwei Proben mit Fleisch gaben in einem Falle 11,486 % und im anderen — 12,822 %, während die Vergleichsprobe mit Aether nur 6,65 % gab.

Das Voit'sche Verfahren habe ich im Wesentlichen bei der Trocknung der Substanz besprochen. Es bleibt noch hier zu erwähnen, dass die getrocknete Substanz 24 Stunden mit Aether extrahirt wird, der Extract dann mit Petroleumäther gereinigt.

Noel-Paton (12) lässt die Substanz eine Woche lang in kaltem Aether stehen, dann wird die Substanz fein zerrieben, zusammen mit dem Aether auf dem Wasserbade eingedampft und 12 Stunden im Soxhlet'schen Apparat extrahirt.

Frank (13) lässt die Substanz in 96 %igem Alkohol unter öfterem Umschütteln stehen; nach 24 Stunden wird die Flüssigkeit decantirt und diese Manipulation drei Mal mit absolutem Alkohol und zwei Mal mit Aether wiederholt. Der Rückstand wird auf dem Wasserbade von dem Aether befreit, fein pulverisirt und mit Aether 24 Stunden im Soxhlet'schen Apparate extrahirt. Sämmtliche Flüssigkeiten werden abgedampft, und der so erhaltene Extract wird mit Aether oder Petroleumäther gereinigt.

Ferner haben Schlesinger und Rosenfeld (14) als Extractionsmittel Chloroform angewendet und gelangten, wie sie behaupten, zu glänzenden Resultaten. Rosenfeld verfährt derart, dass er 20 g Substanz in der Patrone zusammengebunden in absolutem Alkohol auf dem Wasserbade $^1/_2$ Stunde auskocht, die Patrone wird dann in den Soxhlet'schen Apparat gesetzt und 6 Stunden mit Chloroform extrahirt. Der Alkohol- und Chloroformauszug werden eingedampft, der Rückstand mit absolutem Aether oder Petroleumäther aufgenommen, filtrirt und nach Verjagen des Aethers gewogen.

Betrachten wir nun diese Methoden, die sich zur Aufgabe gemacht haben, die Dormeyer'sche Methode zu verdrängen, so fällt uns die bemerkenswerthe Thatsache auf, dass nach den sämmtlichen Methoden eine beträchtliche Menge Extract durch die darauf-

folgende Verdauung zu gewinnen ist. Auch nach der Rosenfeld-schen Methode, nach der er die höchste Procentzahl Extract erhalten hat, beobachten wir dieselbe Erscheinung. Noch bemerkenswerther ist die Thatsache, dass auch nach 35stündigem Extrahiren mit Chloroform und abwechselnder Auskochung in Alkohol noch 0,23 % Extract durch die Verdauung gewonnen werden. Daraus folgt, dass sich entweder durch die Verdauung immer ätherlösliche fremde Körper bilden oder durch das Chloroform nicht die ganze Menge Fett zu erhalten ist. Diese Frage lässt sich nicht ohne Weiteres entscheiden, und ich werde noch die Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen.

II. Experimenteller Theil.

A. Prüfung der üblichen Methoden.

Nun stehen wir vor einer ganzen Reihe von Methoden und Modificationen, und sind nicht im Stande, zu entscheiden, welche von diesen die eigentlich sicherste, zuverlässigste ist, d. h. nach welcher Methode erhalten wir verhältnissmässig mehr und reineres Fett. Um diese Frage zu beantworten, muss man zunächst die chemische Zusammensetzung des nach verschiedenen Methoden gewonnenen Fettes untersuchen, und das war die Aufgabe, die mir Herr Prof. Zuntz vorgeschlagen hat. Zu diesem Zwecke habe ich eine Reihe von Versuchen mit käuflichem Fleischmehl angestellt. Das Fleischmehl wurde im Vacuo bei 60—65° mehrere Tage getrocknet, bis es noch 1,5 % Wasser enthielt. Vor jedem Versuche wurde die Patrone mit Fleischmehl circa 2 Stunden im Trockenschranke getrocknet, so dass nahezu absolut trockene Substanz zur Anwendung gelangte. Ich erhielt folgende Resultate:

Soxhlet.

Versuch I.

Angewandte Substanz 11,666 g.

12 stünd. Extr.	1,5956 g Fett	=	13,67 %
24 „ „	0,0236 g „	=	0,2 %
36 „ „	0,0124 g „	=	0,106 %
72 Stunden	1,6316 g Fett	=	13,976 %
Petrolätherlöslich	1,5254 g „		13,076 %

Versuch II.

Angewandte Substanz 11,8468 g.

12 stünd. Extr.	1,6092 g Fett	=	13,58 %
24 „ „	0,0232 g „	=	0,19 %
36 „ „	0,0112 g „	=	0,094 %
72 Stunden.	1,6436 g Fett	=	13,864 %
Petrolätherlöslich	1,5370 g „		12,964 %

Dormeyer:

Angewandte Substanz 26,72 g.

6 stünd. Extr.	3,3386 g Fett	=	12,49 %
Petrolätherlöslich.	3,2584 g „		12,19 %

Verdauungsversuch I.

Angewandte Substanz 4,1396 g.

Aus der Lösung mit Aether ausgeschüttelt	0,0290 g =	0,72 %
Rückstand mit Aether extrahirt	0,0442 g =	1,06 %
	0,0732 g =	1,78 %
Aetherextract		12,49 %
Rohfett		14,27 %
Petrolätherlöslich	0,0488 g =	1,20 %
		12,19 %
		13,39 %

Verdauungsversuch II.

Angewandt für die Verdauung 4,0076 g.

Aus der Lösung mit Aether ausgeschüttelt	0,0384 g =	0,96 %
Rückstand mit Aether extrahirt	0,0565 g =	1,41 %
	0,0949 g =	2,37 %
Aetherextract.		12,49 %
Rohfett		14,86 %
Petrolätherlöslich	0,0633 g =	1,59 %
Aeterextract		12,19 %
		13,78 %

Verdauungsversuch III.

Angewandte Substanz für die Verdauung 4,0984 g.

Aus der Lösung mit Aether ausgeschüttelt	0,0336 g =	0,817 %
Rückstand mit Aether extrahirt	0,0370 g =	0,9 %
	0,0706 g =	1,717 %
Aetherextract		12,49 %
Rohfett		14,207 %
Petrolätherlöslich	0,0470 g =	1,14 %
		12,19 %
		13,33 %

E. Voit.

Versuch I.

Angewandte Substanz 4,0288 g.

24 stünd. Extr.	0,5186 g	Fett =	12,87 %
Petrolätherlöslich	0,4893		12,14 %

Versuch II.

Angewandte Substanz 4,6284 g.

24 stünd. Extr.	0,5842 g	Fett =	12,60 %
Petrolätherlöslich	0,5592 g		12,08 %

Versuch III.

Angewandte Substanz 6,1422 g.

24 stünd. Extr.	0,7886 g	Fett =	12,839 %
Petrolätherlöslich	0,7438 g	„ =	12,10 %

Bogdanow.

Versuch I.

Angewandte Substanz 9,5604 g.

1 täg. Stehen im Aether . .	0,4972 g	Fett =	5,2 %
4 täg. „ „ „ . .	0,1788 g	„ =	1,87 %
12 stünd. Extr. m. Alk. . .	0,5584 g	„ =	5,84 %
12 stünd. „ „ „ . .	0,1874 g	„ =	1,96 %
12 stünd. „ „ „ . .	0,0114 g	„ =	0,12 %
	1,4332 g	„	14,99 %
Petrolätherlöslich	1,3442 g		14,06 %

Versuch II.

Angewandte Substanz 8,7248 g.

1 täg. Stehen im Aether. .	0,4458 g	Fett =	5,109 %
4 täg. „ „ „ . .	0,1500 g	„ =	1,72 %
12 stünd. Ausk. in Alk.. .	0,5374 g	„ =	6,163 %
12 stünd. „ „ „ . .	0,1196 g	„ =	1,37 %
12 stünd. „ „ „ . .	0,0082 g	„ =	0,094 %
	1,2610 g		14,456 %
Petrolätherlöslich	1,1819 g		13,55 %

Versuch III.

Angewandte Substanz 10,2094 g.

1 täg. Stehen in Aether . .	0,4920 g	Fett =	4,819 %
4 täg. „ „ „ . .	0,1634 g	„ =	1,6 %
12 stünd. Ausk. in Alk.. .	0,6024 g	„ =	5,9 %
12 stünd. „ „ „ . .	0,1838 g	„ =	1,8 %
12 stünd. „ „ „ . .	0,0206 g	„ =	0,2 %
	1,4622 g		14,319 %
Petrolätherlöslich	1,3804 g		13,52 %

Rosenfeld:

Versuch I.

Angewandte Substanz 6,9884 g.

½ Stunde Auskochen in Alkohol und 6 Stunden Extrahiren mit Chloroform	1,3208 g Fett =	18,89 %
Petrolätherlöslich	1,2566	17,96 %

Versuch II.

Angewandte Substanz 7,7492 g.

½ Stunde Auskochen in Alkohol und 6 Stunden Extrahiren mit Chloroform	1,4506 g Fett =	18,70 %
Petrolätherlöslich	1,3784 g	17,78 %

Liebermann-Szekely:

Versuch I.

Angewandte Substanz 5,1210 g.

Verbr. $\frac{n}{10}$ Kalilauge . . . . 112,25 ccm

Seife . . . . 0,5960 g

$$f = \left[\frac{0,5960 - 0,01 - (112,25 \times 0,00255)}{5,121}\right] 250 = 14,63\,\%$$

Versuch II.

Angewandte Substanz 4,9268 g.

Verbr. $\frac{n}{10}$ Kalilauge . . . . 108,85 ccm

Seife . . . . 0,5782 g

$$f = \left[\frac{0,5782 - 0,01 - (0,00255 \times 108,85)}{4,9268}\right] 250 = 14,75\,\%$$

(Siehe Tabelle I S. 15.)

Sämmtliche Extracte wurden nach dem Verdunsten des Lösungsmittels in Petroleumäther gelöst, um die Beimengungen zu entfernen; ausserdem ermöglicht dies auch den Vergleich der verschiedenen Methoden. Aus den angeführten Zahlen ist ersichtlich, dass man nach der Rosenfeld'schen Methode bei einem bedeutend geringerem Zeitaufwand eine bedeutend höhere Procentzahl Extract gewinnt, während nach den übrigen verhältnissmässig geringere Extractmengen zu erhalten sind. Zur Erklärung dieses Unterschiedes ist in Betracht zu ziehen, dass die Lösungsmittel, die bei den verschiedenen Methoden zur Anwendung gelangen, grundverschieden von einander sind, schon durch ihre Siedepunkte, nämlich: Aether 35°, Alkohol 78,3°, Chloroform 61,5°.

Tabelle I.

	Versuch	Angew. Substanz	Extractionsdauer Stunden	Rohfett	Reinfett	Mittelwerth
Soxhlet . . .	I	11,6660	72	13,970 %	13,07 %	13,00 %
	II	11,8468	72	13,864 %	12,964 %	
Dormeyer . .	I	4,1396	—	14,270 %	13,39 %	13,50 %
	II	4,0076	—	14,860 %	13,78 %	
	III	4,0984	—	14,207 %	13,33 %	
E. Voit	I	4,0288	24	12,870 %	12,14 %	12,11 %
	II	4,6284	24	12,600 %	12,08 %	
	III	6,1422	24	12,839 %	12,10 %	
Bogdanow . .	I	9,5604	96	14,990 %	14,06 %	13,71 %
	II	8,7248	96	14,456 %	13,55 %	
	III	10,2094	96	14,319 %	13,52 %	
Rosenfeld . .	I	6,9884	7	18,890 %	17,96 %	17,87 %
	II	7,7492	7	18,700 %	17,78 %	
Liebermann .	I	5,1210	—	—	14,63 %	14,69 %
	II	4,9268	—	—	14,75 %	

Nun kommt es hier nicht allein auf die Quantität, sondern auch auf die Qualität des Extractes an. Wir müssen also feststellen, ob z. B. zwischen dem Rosenfeld'schen und Voit'schen Extract die Differenz von 5,75 % wirklich nur aus reinem Fett besteht, ob das Mehr nicht fremde, in Petroleumäther lösliche Körper sind und ob nicht das Chloroform, als stärkeres Lösungsmittel im Vergleich zum Aether, eine intensivere Veränderung des Fettes hervorruft.

Da alle Fette eine nahezu gleiche qualitative Zusammensetzung besitzen und sich nur durch das Mischungsverhältniss der Fettsäuren unterscheiden, können nur die Untersuchungsmethoden in Betracht kommen, denen eine Quantitätsbestimmung zu Grunde liegt. Aus der quantitativen Bestimmung oder aus dem quantitativen Verhalten des Fettkörpers sind Schlüsse auf die Natur und Reinheit des Fettes zu ziehen. Bei der Prüfung und Untersuchung der Fette kommen als die bequemsten quantitativen Methoden in Betracht die Bestimmung des Gehaltes an freien und flüchtigen Fettsäuren. Die von mir zu diesem Zwecke ausgeführten Analysen der nach verschiedenen Methoden gewonnenen Fette gaben folgende Resultate.

1) Von allen Analysen, die ich ausgeführt habe, gebe ich nur diejenigen an, bei denen ich keinen Fehler begangen zu haben glaube.

Freie Fettsäuren.

Zur Ermittlung der freien Fettsäuren dient die Säurezahl (15), die die Menge Kalihydrat oder die Anzahl Milligramme Kalihydrat für 1 g Fett angibt, die zur Neutralisation der in einem Fett befindlichen freien Fettsäuren nothwendig ist und bildet daher ein Maass für den Gehalt des Fettes an freien Fettsäuren. Zur Bestimmung der Säurezahl titrirt man nach Merz (16) das in Aether-Alkohol gelöste Fett mit $\frac{n}{10}$ alkoholischer Kalilauge unter Benutzung von Phenolphthaleïn als Indicator. Der Endpunkt der Titration ist ganz scharf zu erkennen, indem eine Verseifung des Neutralfettes durch den zuletzt zugesetzten, ganz geringen Ueberschuss an Alkali nicht eintritt.

$$s = \frac{m \times n}{a} \cdot 1000$$

wo s = Säurezahl, m = Titer der Kalilauge, n = verbrauchte Kubikcentimeter, a = Menge Fett.

Aus der Säurezahl s lässt sich nach Haussmann (17) der Gehalt f des Fettes an freien Fettsäuren berechnen, sobald man das Molekulargewicht m der freien Fettsäuren kennt.

$$56 : m = \frac{s}{10} : f. \qquad f = \frac{m s}{560}$$

Wir nehmen an, dass das mittlere Molekulargewicht der in Betracht kommenden freien Fettsäuren dem der Oelsäure gleich ist.

Die Prüfung ergab folgende Resultate:

Soxhlet:

5,9544 g Fett gelöst zu 250 ccm Aether (2 Theile) — Alkohol (1 Theil) und titrirt je 50 ccm = 1,1908 g mit alkohol. $\frac{n}{10}$ Kalilauge (6,2 ccm)

$$s = \frac{0{,}0056 \times 6{,}2}{1{,}1908} \cdot 1000 = 29{,}15$$

$$56 : 282 = \frac{29{,}15}{10} : f.$$

$$f = \frac{282 \cdot 29{,}15}{560} = 14{,}67\,\%.$$

E. Voit.

2,8326 g Fett gelöst zu 250 ccm Aetheralkohol und titrirt je 50 ccm = 0,3399 g. Verbrauchte Kalilauge 1,4 ccm.

$$s = \frac{0{,}0056 \times 1{,}4}{0{,}3399} \cdot 1000 = 23{,}06.$$

$$56 : 282 = \frac{23{,}06}{10} : f.$$

$$f = \frac{282 \cdot 23{,}06}{560} = 11{,}6\,\%.$$

Rosenfeld:

4,0898 g Fett gelöst zu 250 ccm Aether-Alkohol und titrirt je 50 ccm = 0,8179 g. Verbrauchte Kalilauge 4,7 ccm.

$$s = \frac{0{,}0056 \cdot 4{,}7}{0{,}8179} \cdot 1000 = 32{,}17.$$

$$56 : 282 = \frac{32{,}17}{10} : f.$$

$$f = \frac{282 \cdot 32{,}17}{560} = 16{,}2\,\%.$$

Flüchtige Fettsäuren.

Reichert-Meissl'sche Zahl (18).

Die Reichert-Meissl'sche Zahl bezeichnet die Anzahl Kubikcentimeter $\frac{n}{10}$ Natronlauge, die zur Neutralisation der aus 5 g Fett gewonnenen flüchtigen Fettsäuren nothwendig ist.

5 g Fett werden in einem etwa 200 ccm fassenden Kolben mit 2 g festem Aetzkali und 50 ccm 70 %igem Alkohol unter Umschütteln am Wasserbade bis zum Verschwinden der öligen Tröpfchen erhitzt und die klare Seifenlösung sodann bis zur vollständigen Verflüchtigung des Alkohols eingedampft. Den erhaltenen dicken Seifenleim löst man in 100 ccm Wasser und zersetzt mit 40 ccm verdünnter Schwefelsäure (1 : 10). Der Kolben wird mit zwei erbsengrossen Bimsteinstückchen beschickt und sogleich mit dem Kühler verbunden. Hierzu dient ein 0,7 cm weites Glasrohr, das 1 cm über dem Kork zu einer Kugel von 2—2,5 cm Durchmesser aufgeblasen und unmittelbar darauf in einem stumpfen Winkel nach oben umgebogen ist, dann 5 cm lang in dieser Richtung verläuft und nochmals in einem stumpfen Winkel schräg nach unten abbiegt. Die Mischung im Kolben wird zunächst von einer ganz kleinen Flamme erwärmt, bis die unlöslichen Fettsäuren zu einer durchsichtigen klaren Masse geschmolzen sind, worauf man genau 110 ccm in einen Messkolben abdestillirt, dann filtrirt und vom Filtrate 100 ccm nach Zusatz einiger Tropfen Phenolphthaleinlösung mit $^{1}/_{10}$

Normal-Natronlauge titrirt. Die Anzahl der verbrauchten Kubikcentimeter Natronlauge wird um $^1/_{10}$ vermehrt, um der Gesammtmenge des Destillates zu entsprechen.

Soxhlet.

Versuch I.

5,9928 g Fett, dazu verbr. $\frac{n}{10}$ NaOH—0,7 ccm

$$40:282 = 0{,}7 \times 0{,}004:x. \quad x = 0{,}0197$$

$$5{,}9928:0{,}0197 = 100:y. \quad y = 0{,}33\,\%.$$

Versuch II.

4,9536 g Fett, dazu verbr. $\frac{n}{10}$ NaOH—0,60 ccm

$$4{,}9536:\frac{282\cdot(0{,}6 \times 0{,}004)}{40} = 100:x. \quad x = 0{,}34\,\%.$$

E. Voit.

Versuch I.

4,558 g Fett, dazu verbr. $\frac{n}{10}$ NaOH 0,55 ccm

$$4{,}558:\frac{282\ (0{,}55 \times 0{,}004)}{40} = 100:x. \quad x = 0{,}34\,\%.$$

Versuch II.

4,3092 g Fett, dazu verbr. $\frac{n}{10}$ NaOH 0,5 ccm

$$4{,}3092:\frac{282\ (0{,}5 \times 0{,}004)}{40} = 100:x. \quad x = 0{,}33\,\%.$$

Rosenfeld:

Versuch I.

4,5684 g Fett, dazu verbr. $\frac{n}{10}$ NaOH 1,8 ccm

$$4{,}5684:\frac{282\ (1{,}8 \times 0{,}004)}{40} = 100:x. \quad x = 1{,}1\,\%.$$

Versuch II.

4,7582 g Fett, dazu verbr. $\frac{n}{10}$ NaOH 1,8 ccm

$$4{,}7582:\frac{282\ (1{,}8 \times 0{,}004)}{40} = 100:x. \quad x = 1{,}06\,\%.$$

Tabelle II.

	Schmelzpunkt	In 100 g Fett		In 100 g Substanz	
		Freie Fettsäuren	Flüchtige Fettsäuren	Freie Fettsäuren	Flüchtige Fettsäuren
Soxhlet	43,0°	14,67	0,34	1,90	0,04
E. Voit	41,5°	11,6	0,34	1,40	0,04
Rosenfeld	39,0°	16,2	1,08	2,89	0,19

Zu den Untersuchungen physikalischer Natur gehört in erster Linie die Bestimmung des Schmelzpunktes. Wie in allen chemischen Verbindungen so ist auch bei den thierischen Fetten der Schmelzpunkt ein entscheidender Factor bei der Prüfung auf deren Reinheit. Da die Fette von den individuellen Eigenschaften und der Fütterung der Thiere abhängig sind, wie es z. B. vorkommt, dass das Fett bei zwei Individuen einer und derselben Gattung in der Constitution abweicht, so haben wir auch keinen eigentlichen Maassstab, nach dem wir uns richten könnten. Um einen gewissen Anhaltspunkt bei der Beurtheilung der oben angeführten Schmelzpunkte zu haben, können wir als Vergleichsobject das Rinderfett wählen, weil das von mir angewandte Fleischmehl dem Rindfleisch entstammt. Vergleichen wir nun diese Schmelzpunkte mit dem des Rinderfettes (45° bis 46°), so sehen wir, dass das Soxhlet'sche Fett am nächsten, das Voit'sche in der Mitte steht, während das Rosenfeld'sche den niedrigsten Schmelzpunkt hat, also am meisten von der Zusammensetzung des Rinderfettes abweicht.

Was die freien und flüchtigen Fettsäuren betrifft, so wissen wir, dass dieselben im ausgeschmolzenen Talg des Rindes nicht vorhanden sind, dass deren Anwesenheit auf eine Zersetzung zurückzuführen ist, denn die reinen, nicht ranzigen Fette bestehen hauptsächlich aus Tripalmitin, Tristearin und Triolein. Die freien und flüchtigen Fettsäuren sind als Product einer Spaltung der Triglyceride anzusehen, wobei sich Mono- und Diglyceride bilden. Die so frei gewordenen Fettsäuren und Glycerin werden durch den Sauerstoff der Luft oxydirt, und es entstehen kohlenstoffärmere, sauerstoffreichere Säuren. Nun ist aber das Fleischmehl ein nicht vollständig frisches Material, und das in ihm enthaltene Fett konnte eine Zersetzung erlitten haben, so dass wir uns kein richtiges Urtheil über die Zahlen in der Tab. II. bilden können, denn dieselben weichen von einander

ab, wir wissen also nicht, welche von ihnen die eigentlich richtigere ist. Wodurch können wir aber die Differenzen in den freien und flüchtigen Säuren erklären? Dass das Fett während der Extraction eine Zersetzung erleidet, wurde bereits in Bogdanow's Versuche konstatirt. Diese Thatsache führt zu der Annahme, dass das Lösungsmittel wahrscheinlich eine Wirkung auf die Intensität der Zersetzung ausübt. Um diese Frage zu entscheiden, habe ich einen Theil Fett von bekanntem Säuregehalt im Soxhlet'schen Apparate 7 Tage lang mit Aether und einen anderen Theil 10 Stunden mit Chloroform erwärmt, wobei der Chloroformextraction eine einstündige Auskochung mit Alkohol voranging. Die folgenden Zahlen sind bei der Analyse vor und nach dem Erwärmen gewonnen:

Tabelle III.

	Vor dem Erwärmen	Nach dem Erwärmen	
		mit Aether	mit Alkohol-Chloroform
Flüchtige Fettsäuren . . .	0,34 %	2,79 %	3,53 %
Freie Fettsäuren	11,6 %	13,57 %	14,82 %

Die Resultate zeigen, dass die freien und flüchtigen Fettsäuren durch das Erwärmen während der Extraction vermehrt werden, und zwar, je höher die Temperatur des Lösungsmittels ist, desto höher der Gehalt an freien und flüchtigen Fettsäuren, was auch aus den Zahlen der Tab. II klar zu sehen ist, nämlich: bei dem Rosenfeld'schen Verfahren, wo als Extractionsmittel Alkohol und Chloroform zur Anwendung gelangten, beobachten wir bedeutend höhere Säurezahlen, bei dem Soxhlet'schen, d. h. bei der Aetherextraction die niedrigsten. Nun ist aber die Voit'sche Zahl relativ geringer als die Soxhlet'sche, was meinen Ausführungen auf den ersten Blick widerspricht. Diese Thatsache lässt sich leicht erklären, wenn wir uns erinnern, dass Voit die Substanz mit Alkohol zusammenrührt und auf dem Wasserbade 15 Stunden stehen lässt, bis der Geruch nach Alkohol verschwunden ist; dabei verdampft selbstverständlich auch ein Theil der niedrig siedenden Säuren, sobald dieselben frei sind.

Die Thierfette bestehen aus den Glyceriden der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure, und zwar sind nach Otto Hehners (19) Untersuchungen

in 100 Theilen Fett, mit Ausnahme von Butter, im Durchschnitt 95,5 Theile entsprechender Säuren enthalten. Nun ist es klar, dass die Untersuchung der vorliegenden Fette nach dieser Richtung hin von besonderer Bedeutung ist, weil uns dadurch die Möglichkeit geboten wird, einen Schluss über die Natur dieser Fette zu ziehen. Bei der Untersuchung fand ich es für zweckmässig nicht allein die Summe der in Wasser unlöslichen Säuren, sondern auch den Gehalt an Palmitin-, Stearin- und Oelsäure zu ermitteln.

Um möglichst genaue Resultate zu erhalten, habe ich die Oelsäure nach der in den Laboratorien vielfach angewendeten Hübl'schen Methode bestimmt, da bei der Trennung dieser drei Säuren Ungenauigkeiten nicht zu vermeiden sind. Der Hübl'schen Methode (20) liegt zu Grunde der Unterschied zwischen den gesättigten und ungesättigten Säuren in ihrem Verhalten gegen Haloide. Während die ersteren sich unter gewöhnlichen Verhältnissen gegen diese Körperclasse indifferent verhalten, addiren die letzteren zwei resp. vier Atome eines Haloides. Die Hübl'sche Jodzahl gibt an, wieviel Procente Jod ein Fett zu addiren vermag, und bildet demnach ein Maass für den Gehalt eines Fettes an ungesättigten Säuren. Da es sich im gegebenen Falle hauptsächlich um Oelsäure handelt, so können wir aus der Jodzahl den Oelsäuregehalt der Fette bestimmen. C. Liebermann (29) hat seiner Zeit die Hübl'sche Methode angegriffen. Er führt u. A. Folgendes aus: „Dass bei dieser Methode, welche darin besteht, die Fette oder Fettsäuren mit Jod bei Gegenwart von Quecksilberchloridlösung zu titriren und das verschwundene Jod zu messen, wirklich Jod an die ungesättigten Säuren angelagert werden müsse, erscheint theoretisch keineswegs nothwendig. Hübl selbst nimmt an, dass eine Addition von Chlorjod an die ungesättigten Säuren stattfindet, ohne indessen den Vorgang mit reinen Säuren irgendwie erschöpfend untersucht zu haben. Leicht denkbar wäre z. B. auch, dass das Reagens unter Bildung von Quecksilberjodid einfach Chor an die ungesättigten Säuren addirte. Quecksilberjodid erhält man auch thatsächlich oft in grossen Mengen, wenn man nach der Reaction die Lösung mit viel Wasser fällt und das abgeschiedene Chloroform abhebt und verdunstet, im Verdunstungsrückstand des letzteren. Wenn die Hübl'sche Methode sich wirklich praktisch so bewährt, wie gewöhnlich angegeben wird, so wäre es wohl an der Zeit, den Vorgang an reinen ungesättigten Säuren genauer aufzuklären." In C. Liebermann's Versuchen mit Elaidin-, Behenol-, Brassidin-,

Eruka-, Phenylpropiol- und Zimmtsäure zeigte es sich, dass, während Elaidin-, Brassidin- und Erukasäure das Reagens fast sofort entfärbten, von Behenol-, Zimmt-, Phenylpropiolsäure auch noch nicht der zehnte Theil des dem Jodgehalt nach erforderlichen Reagens selbst nach Stunden entfärbt wurde. In meinen Versuchen habe ich gut übereinstimmende Resultate erhalten, wobei ich die Beobachtung gemacht habe, dass die Reaction bei gutem Wetter gleichmässig und schnell verläuft, dagegen bei trübem sehr langsam, meistentheils aber gelingt sie gar nicht.

Jodzahl-Oelsäure.

Soxhlet.

Versuch I.

Angewandt 1,1238 g Fett.

Angewandte Jodlösung . . . . 30,00 ccm
„ Natriumthiosulfat . . . . . . 11,45 ccm
10 ccm Jodlösung entspr. 18,2 ccm $Na_2S_2O_3$
1 ccm Natriumthiosulfat = 0,0146 g Jod
10 ccm Jodlösung = 18,2 × 0,0146 = 0,26572 g
30 ccm „ = 0,79716 g Jod
11,45 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,16717 g „

verbraucht 0,62979 g Jod

1,1238 : 0,62979 = 100 : x x = 56,0
$J_2 : C_{18}H_{34}O_2$ = 254 : 282 = 56 : y. y = 62,17 %.

Versuch II.

Angewandt 1,1012 g Fett.

Angewandte Jodlösung . . . . 30,00 ccm
„ Natriumthiosulfat . . . . . . 11,25 ccm
10 ccm Jodlösung entspr. 17,9 $Na_2S_2O_3$
1 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,0144 g Jod
10 ccm Jodlösung = 17,9 × 0,0144 = 0,25776 g
30 ccm „ = 0,77328 g Jod
11,25 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,16200 g „

verbraucht 0,61128 g Jod

1,1012 : 0,61128 = 100 : x. x = 55,5
$J_2 : C_{18}H_{34}O_2$ = 254 : 282 = 55,5 : y. y = 61,61 %.

E. Voit.

Versuch I.

Angewandt 1,6580 g Fett.

Angewandte Jodlösung . . . . 40,00 ccm
„ Natriumthiosulfat . . . . . . 10,3 ccm

10 ccm Jodlösung entspr. 18,2 ccm $Na_2S_2O_3$
1 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,0146 g Jod
10 ccm Jodlösung = 18,2 × 0,0146 = 0,26572 g
40 ccm „ = 1,06288 g Jod
10,3 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,15038 g „

verbraucht 0,91250 g Jod.

1,658 : 0,91250 = 100 : x. x = 55
$J_2 : C_{18}H_{34}O_2$ = 254 : 282 = 55 : y. y = 61,06 %.

Versuch II.

Angewandt 1,0932 g Fett.

Angewandte Jodlösung . . . . 30 ccm
„ Natriumthiosulfat . . . . 12 ccm

10 ccm Jodlösung entspr. 17,9 ccm $Na_2S_2O_3$
10 ccm „ = 17,9 × 0,0144 = 0,25776 g
30 ccm „ = 0,77328 g Jod
12 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,17280

verbraucht 0,60048 g Jod

1,0932 : 0,60048 = 100 : x. x = 54,93.
$J_2 : C_{18}H_{34}O_2$ = 254 : 282 = 54,93 : y. y = 60,98 %.

Rosenfeld.

Versuch I.

Angewandt 1,4224 g Fett.

Angewandte Jodlösung. . . . . 35,0 ccm
„ Natriumthiosulfat . . . . . . 11,2 ccm

10 ccm Jodlösung entspr. 18,2 ccm $Na_2S_2O_3$
1 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,0146 g Jod
10 ccm Jodlösung = 18,2 × 0,0146 = 0,26572 g Jod
35 ccm „ = 0,93002 g Jod
11,2 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,16352 g „

verbraucht 0,76650 g Jod

1,4224 : 0,76650 = 100 : x. x = 53,8.
$J_2 : C_{18}H_{34}O_2$ = 254 : 282 = 53,8 : y. y = 59,72 %.

Versuch II.

Angewandt 1,0082 g Fett.

Angewandte Jodlösung . . . . 25,0 ccm
„ $Na_2S_2O_3$. . . . . 8,5 ccm

10 ccm Jodlösung entspr. 18,2 ccm $Na_2S_2O_3$
1 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,0146 g Jod
10 ccm Jodlösung = 18,2 × 0,0146 = 0,26572 g
25 ccm „ = 0,6643 g Jod
8,5 ccm $Na_2S_2O_3$ = 0,1241 g

verbraucht 0,5402 g Jod

1,0082 : 0,5402 = 100 : x. x = 53,58
$J_2 : C_{18}H_{34}O_2$ = 254 : 282 = 53,58 : y. y = 59,48 %.

Palmitin- und Stearinsäure (21).

10 Gewichtstheile Fett werden mit 30—40 Volumtheilen Weingeist und 4—6 Gewichtstheilen Kalihydrat, die man vorher in 20 Volumtheilen Wasser löst, in einem mit Rückflusskühler versehenen Kolben im Wasserbade eine Stunde zu schwachem Sieden erhitzt. Nach dem Verseifen des Fettes wird die gebildete Seife mittelst verdünnter Schwefelsäure zersetzt, das aufschwimmende Fettsäuregemenge in wenig heissem Alkohol gelöst und die beim Erkalten sich ausscheidende Masse gut abgepresst. Durch Wiederholung dieser Operation entfernt man die Oelsäure vollständig, und ein Gemenge von Palmitin- und Stearinsäure bleibt zurück. Das resultirende Gemenge wird der partiellen Fällung unterworfen. Die Fettsäuren werden in heissem Weingeist gelöst; dazu wird eine kochende weingeistige Lösung von essigsaurem Baryt hinzugefügt, $^2/_7$ des Gewichtes vom Säuregemenge. Der beim Erkalten abgeschiedene Niederschlag enthält hauptsächlich die Stearinsäure als Barytsalz. Aus dem Filtrate fällt man mit überschüssigem essigsaurem Baryt den Rest der Stearin- und alle Palmitinsäure aus. Aus diesem Salzgemisch erhält man durch Zerlegen mit heisser Salzsäure ein an Palmitinsäure sehr reiches Gemenge, das der fractionirten Fällung noch ein Mal unterworfen wird. Die resultirenden Säuren werden durch Umkrystallisiren gereinigt. Die Palmitinsäure schmilzt bei 62°, die Stearinsäure bei 69,2°.

Soxhlet:

Versuch I.

Angewandt 9,1368 g Fett.
Erhalten 2,8864 g Palmitin- + Stearinsäure
1,946 g = 21,3% Palmitinsäure
0,834 g = 9,13% Stearinsäure.

Versuch II.

Angewandt 9,4926 g Fett.
Erhalten 2,9770 g Palmitin- + Stearinsäure
1,9934 g = 21% Palmitinsäure
0,8734 g = 9,2% Stearinsäure.

E. Voit.

Versuch I.

Angewandt 9,116 g Fett.
Erhalten 2,9942 g Palmitin- + Stearinsäure
2,0156 g = 22,10% Palmitinsäure
0,8832 g = 9,69% Stearinsäure.

Versuch II.

Angewandte Substanz 9,7968 g Fett.
Erhalten 3,1848 g Palmitin- + Stearinsäure
2,1162 g = 21,6 % Palmitinsäure
0,960 g = 9,8 % Stearinsäure.

Rosenfeld:

Versuch I.

Angewandt 9,8266 g Fett.
Erhalten 3,0362 g Palmitin- + Stearinsäure
2,0542 g = 20,9 % Palmitinsäure
0,8770 g = 8,92 % Stearinsäure.

Versuch II.

Angewandt 9,5984 g Fett.
Erhalten 2,9812 g Palmitin- + Stearinsäure
2,0156 g = 21 % Palmitinsäure
0,8734 g = 9,1 % Stearinsäure.

Tabelle IV. In 100 g Fett.

	Oelsäure	Palmitinsäure	Stearinsäure	Verseifbar
Soxhlet	61,89	21,15	9,16	92,20
E. Voit	61,02	21,85	9,74	92,61
Rosenfeld	59,60	20,9	9,0	89,50

Tabelle V. In 100 g Substanz.

	Oelsäure	Palmitinsäure	Stearinsäure	Verseifbar
Soxhlet	8,04	2,74	1,19	11,97
E. Voit	7,39	2,63	1,18	11,20
Rosenfeld	10,64	3,73	1,60	15,97

Vergleichen wir die Zahlen der in Wasser unlöslichen Fettsäuren in 100 g Fett mit der von Hehner (19) für Rinderfett angegebenen = 95,5, so ergibt sich eine Differenz von 6,0 bei Rosenfeld, 2,89 bei Voit und 3,30 bei Soxhlet. Diese Differenzen verhalten sich fast wie die Differenzen der freien Fett-

säuren, was auch als Beweis dafür dienen kann, dass während der Extraction eine Zersetzung des Fettes stattfindet, wie ich bereits ausgeführt habe. Wir kommen zu denselben Resultaten, wenn wir die Zahlen der verseifbaren Säuren auf die ursprüngliche Substanz berechnen. Nun ist aber die Frage damit nicht beantwortet, denn die freien Fettsäuren bilden ein Gemisch von Säuren hohen und niederen Molekulargewichts, so dass die Zahlen, die wir erhalten haben, nur rein relative Schätzungswerthe sind, und in Folge dessen können sie nicht die Differenzen in den verseifbaren Säuren vollständig erklären.

Worauf können wir aber diese abweichenden Zahlen zurückführen? Wie bekannt, gehen in Lösung mit dem Fett während der Extraction auch Lecithin und andere Stickstoffverbindungen über Da das Lecithin, dem Hoppe-Seyler (27) folgende Formel zuschreibt:

$$C_3H_5\begin{cases}(C_{18}H_{35}O_2)_2 \\ OPO\begin{cases}OH\cdot N(CH_3)_3 \\ O-C_2H_4-OH\end{cases}\end{cases}$$

eine oder zwei von diesen Fettsäuren enthält, so muss in einem lecithinhaltigen Fett der Gehalt an den verseifbaren Fettsäuren entsprechend der Menge Lecithin grösser sein. Um das Lecithin zu ermitteln, bestimmt man gewöhnlich den Phosphorgehalt, aus dem sich die Lecithinmenge berechnen lässt [Schulze und Frankfurt (22)]; indem man das dem Phosphor entsprechende Magnesiumpyrophosphat mit 7,27 multiplicirt, nach der Formel:

$$Mg_2P_2O_7 : 2\ C_{44}H_{90}PNO_8 = 222 : 1614 = x : y$$

$$y = \frac{1614\ x}{222} = 7{,}27\cdot x$$

oder den gefundenen Gehalt an Phosphorsäureanhydrid mit 11,366 multiplicirt, nach der Formel:

$$P_2O_5 : 2\ C_{44}H_{90}PNO_8 = 142 : 1614 = x : y$$

$$y = \frac{1614\ x}{142} = 11{,}366\cdot x$$

findet man den Gehalt an Lecithin. Zur Bestimmung des Phosphors in lecithinhaltigem Fett oxydirt man das Fett mit Kalihydrat und Salpeter, löst in Wasser und fällt mit Magnesiamischung.

Lecithin.

Soxhlet:

Versuch I.

Angewandt 1,0364 g Fett. Erhalten 0,0090 g Magnesiapyrophosphor.

$Mg_2P_2O_7 : P_2 = 222 : 62 = 0,0090 : x.$

$x = 0,002513$ g Phosphor.

$1,0364 : 002513 = 100 : x.$

$x = 0,24\,\%.$

$0,009 \times 7,27 = 0,06543$ g.

$1,0364 : 0,06543 = 100 : y.$

$y = 6,31\,\%.$

Versuch II.

Angewandt 0,9846 g Fett. Erhalten 0,0086 g Magnesiumpyrophosphor.

$Mg_2P_2O_7 : P_2 = 222 : 62 = 0,0086 : x.$

$x = 0,002401$ g Phosphor.

$0,9846 : 0,002401 = 100 : x.$

$x = 0.24\,\%.$

$0,0086 \times 7,27 = 0,062522$ g.

$0,9846 : 0,062522 = 100 : y.$

$y = 6,34\,\%.$

E. Voit.

Versuch I.

Angewandt 0,9246 g Fett. Erhalten 0,0126 g Magnesiapyrophosphor.

$Mg_2P_2O_7 : P_2 = 222 : 62 = 0,0126 : x.$

$x = 0,003519$ g Phosphor.

$0,9246 : 0,003519 = 100 : x.$

$x = 0,38\,\%.$

Lecithin: $0,0126 \times 7,27 = 0,091602$ g.

$0,9246 : 0,091602 = 100 : y.$

$y = 9,89\,\%.$

Versuch II.

Angewandt 0,8652 g Fett. Erhalten 0,010 g Magnesiapyrophosphor.

$222 : 62 = 0,010 : x.$

$x = 0,002793$ g Phosphor.

$0,8652 : 0,002793 = 100 : x.$

$x = 0,32\,\%.$

Lecithin: $0,010 \times 7,27 = 0,0727$ g.

$0,8652 : 0,0727 = 100 : y.$

$y = 8,4\,\%.$

Rosenfeld:

Versuch I.

Angewandt 1,4448 g Fett. Erhalten 0,0310 g Magnesiapyrophosphor.

$222 \quad 62 = 0{,}0310 : x.$

$x = 0{,}008658$ g Phosphor.

$1{,}4448 : 0{,}008658 = 100 : x.$

$x = 0{,}59\,\%.$

Lecithin: $0{,}0310 \times 7{,}27 = 0{,}22537$ g.

$1{,}4448 : 0{,}22537 = 100 : y.$

$y = 15{,}5\,\%,$

Versuch II.

Angewandt 1,0682 g Fett. Erhalten 0,0246 g Magnesiumpyrophosphor.

$222 : 62 = 0{,}0246 : x.$

$x = 0{,}00687$ g Phosphor.

$1{,}0682 : 0{,}00687 = 100 : x.$

$x = 0{,}64\,\%.$

Lecithin: $0{,}0246 \times 7{,}27 = 0{,}178842$ g.

$1{,}0682 : 0{,}178842 = 100 : y.$

$y = 16{,}74\,\%.$

Stickstoff.

Zur Bestimmung des im Lecithin und anderen Verbindungen enthaltenen Stickstoffs wird das Fett mit concentrirter Schwefelsäure und Quecksilberoxyd oxydirt und wie gewöhnlich nach Kjeldahl verfahren.

Soxhlet.

Versuch I.

Angewandt 1,1068 g Fett. Verbraucht 1,6 ccm Schwefelsäure.

$1{,}6 \times 0{,}00294 = 0{,}004704$ N.

$1{,}1068 : 0{,}004704 = 100 : x.$

$x = 0{,}425\,\%.$

Versuch II.

Angewandt 1,0824 g Fett. Verbraucht 1,55 ccm Schwefelsäure.

$1{,}55 \times 0{,}00294 = 0{,}004557$ N.

$1{,}0824 : 0{,}004557 = 100 : x.$

$x = 0{,}42\,\%.$

E. Voit:

Versuch I.

Angewandt 1,3216 g Fett. Verbraucht 2 ccm Schwefelsäure.

$2 \times 0{,}09294 = 0{,}00588$ N.

$1{,}3216 : 0{,}00588 = 100 : x.$

$x = 0{,}45\,\%.$

Versuch II.

Angewandt 1,1788 g Fett. Verbraucht 1,85 ccm Schwefelsäure.
$1{,}85 \times 0{,}00294 = 0{,}005439$ N.
$1{,}1788 : 0{,}005439 = 100 : x.$

$$x = 0{,}46\ \%.$$

Rosenfeld:

Versuch I.

Angewandt 1,0390 g Fett. Verbraucht 3,18 ccm Schwefelsäure.
$0{,}00294 \times 3{,}18 = 0{,}009349$ N.
$1{,}0390 : 0{,}009349 = 100 : x.$

$$x = 0{,}89\ \%.$$

Versuch II.

Angewandt 1,1274 g Fett. Verbraucht 3,5 ccm Schwefelsäure.
$0{,}00294 \times 3{,}5 = 0{,}010290$ N.
$1{,}1274 : 0{,}010290 = 100 : x.$

$$x = 0{,}90\ \%.$$

Tabelle VI. In 100 g Fett.

	Phosphor	Lecithin	Palmitinsäure im Lecithin enthalten	Stickstoff	Stickstoff i. Lecithin enthalten	Stickstoff in anderen Verbindungen
Soxhlet	0,24	6,32	3,99	0,425	0,108	0,31
E. Voit.	0,35	9,15	5,78	0,46	0,15	0,31
Rosenfeld	0,62	16,12	10,18	0,89	0,28	0,61

Tabelle VII. In 100 g Substanz.

	Phosphor	Lecithin	Palmitinsäure im Lecithin enthalten	Stickstoff	Stickstoff i. Lecithin enthalten	Stickstoff in anderen Verbindungen
Soxhlet	0,031	0,82	0,51	0,055	0,014	0,04
E. Voit.	0,042	1,10	0,7	0,055	0,018	0,037
Rosenfeld	0,11	2,88	1,83	0,159	0,05	0,109

Das Lecithin habe ich als palmitinsaures berechnet, womit ich keinen besonderen Fehler begangen zu haben glaube, da die Molekulargewichte der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure nicht viel unter einander differiren.

Aus diesen Tabellen ist ersichtlich, dass das Rosenfeld'sche Fett den höheren, das Soxhlet'sche den geringeren Lecithingehalt aufweist. Vergleichen wir den Gehalt an Palmitinsäure im Fett in der Tab. IV mit der im Lecithin enthaltenen Menge Palmitinsäure, so finden wir, dass sich die Zahlen proportional verhalten; die Differenzen im Palmitinsäuregehalt lassen sich also durch das Lecithin erklären. Angenommen, dass das Lecithin Palmitin- und Stearinsäure enthält, so sehen wir, dass die Zahlen auch in diesem Falle fast übereinstimmen. Da das Lecithin bei einer genauen Bestimmung nicht als Fett betrachtet werden kann, so ist demnach seine Anwesenheit als eine Beimengung anzusehen.

Nun bleibt noch zu sehen, wie sich der Stickstoffgehalt verhält. Auch in diesem Falle beobachten wir in den Zahlen einen grossen Unterschied, der für die Lösung unserer Frage von besonderer, entscheidender Wichtigkeit ist, denn der Stickstoffgehalt deutet auf die Anwesenheit fremder Körper hin, die auf keine Weise als Fett mitgerechnet werden können. Die letzte Columne dieser Tabellen zeigt den Stickstoffgehalt auf fremde, nicht fettartige Körper bezogen und wirft einiges Licht auf den Mehrgehalt an Fett nach der Rosenfeld'schen Methode. In der That, sehen wir uns in der Tab. I den Procentgehalt an Fett an und vergleichen ihn mit dem Stickstoffgehalt, so finden wir, dass dem höheren Fettgehalt ein höherer Stickstoffgehalt entspricht. Auf solche Weise kommen wir zu dem Schluss, dass sich die Differenzen in der Menge nach diesen Methoden gewonnenen Fettes auf die Verunreinigungen beziehen, dass diese Verunreinigungen aus Lecithin und anderen, unbekannten Stickstoffverbindungen bestehen.

Es ist auch von Interesse, zu wissen, welcher Natur diese Stickstoffverbindungen sind. Das von mir untersuchte Fett wurde aus Fleischmehl gewonnen, das eventuell eine Zersetzung erleiden konnte; es kann also Fäulnissproducte der Eiweisskörper, aber nicht die Eiweisskörper selbst enthalten, da die letzteren in Aether und Alkohol unlöslich sind; die Eiweissreactionen (Millon's Reagens, Xanthoprotein-, Biuretreaction u. A. [23]) haben alle negative Resultate gegeben. Durch die in Folge bakterieller Einwirkung hervorgerufene Fäulniss entstehen aus den Eiweissstoffen ausser Fettsäuren und anderen auch basische Verbindungen, meist Diamine und Imine der Fettreihe, die den pflanzlichen Basen, den Alkaloïden, nahe stehen und Ptomaïne und Toxine genannt werden, wie z. B. Cadaverin, Putrescin, Neurin und andere. Letzteres bildet sich aus dem Lecithin, das bereits im

ersten Stadium der Fäulniss in Fettsäuren, Glycerinphosphorsäure und Cholin zerfällt. Das Cholin findet sich nach Brieger in den von dem eigentlichen Zersetzungsvorgange oft noch gar nicht betroffenen Organen einzig und allein von allen basischen Stoffen, so dass es fraglich bleibt, ob der Zerfall der Lecithine auf die Thätigkeit der Bakterien zurückzuführen ist. Brieger nimmt an, dass die Lecithine sich in ihre Componenten auflösen, in Folge der schon unmittelbar nach dem Tode sich geltend machenden energischen Reductionsfähigkeit der Gewebe. Aus dem Cholin bildet sich bei der Fäulniss auch ein Oxydationsproduct, das von Brieger Muskarin genannt wird, da es sowohl in seiner elementaren Zusammensetzung als auch in seinen toxischen Wirkungen dieser pflanzlichen Base gleicht. In früherer oder späterer Periode der Fäulniss tritt ein physiologisch indifferentes Diamin auf, $C_5H_{14}N_2$, das dem Cadaverin isomer ist und von Brieger als Neuridin bezeichnet wird. Die letzten drei Basen verschwinden in der späteren Fäulnisperiode, und man findet oft neben dem Cadaverin und Putrescin auch Saprin, eine ungiftige Diaminbase von unbekannter Constitution. Es entstehen noch mehrere giftige und ungiftige basische Verbindungen, sowohl in Folge der bakteriellen Einwirkung als auch durch einfache chemische Processe (24).

Um die Ptomaïne nachzuweisen (25), wird das Fett mit salzsäurehaltigem Wasser ausgezogen, filtrirt und das Filtrat mit einer frisch bereiteten concentrirten Gerbsäurelösung versetzt. Es entstand zuerst eine Trübung und nach $^1/_2$ Stunde ein weisslicher Niederschlag. Eine zweite Probe wurde mit Phosphormolybdänsäure versetzt; es bildete sich ebenfalls ein weisslicher Niederschlag. Quantitativ werden die Ptomaïne nach der Methode von Uslar und Erdmann (26) bestimmt. Dieselbe beruht darauf, dass man viele Alkaloide aus alkalischen Lösungen mit Amylalkohol ausschütteln und nach dem Verdunsten des Amylalkohols gewinnen kann. Die Ptomaïne werden vom Amylalkohol in reichlicher Menge gelöst. Die Ptomaïne werden, wie bei der qualitativen Prüfung, aus dem Fett mit heissem salzsäurehaltigem Wasser ausgezogen, filtrirt, die Lösung mit Ammoniak alkalisch gemacht und mit Amylalkohol ausgeschüttelt.

5,7436 g Fett (nach Rosenfeld'scher Methode) gaben 0,01608 g, was 0,28 % ausmacht.

Angenommen, dass die im Fett enthaltenen Stickstoffverbindungen aus Cholin und Cadaverin bestehen, so können wir den Stickstoff-

gehalt auf dieselben, d. h. deren mittleres Molekulargewicht, umrechnen:

$$\frac{C_5H_{14}N_2 + C_5H_{15}NO_2}{2} : \frac{3\ N}{2} = 126 : 21 = x : y$$

wir erhalten demnach:

Tabelle VIII.

	Stickstoff	In 100 g Fett	In 100 g Substanz
		Cholin + Cadaverin	
Soxhlet.	0,31	1,86	0,24
E. Voit	0,31	1,86	0,225
Rosenfeld	0,61	3,66	0,654

Ziehen wir nun von der Menge Fett den Gehalt an Lecithin und Stickstoffverbindungen ab, so ergeben sich folgende Resultate:

Soxhlet: 13 — (0,82 + 0,24) = 11,94 %,
E. Voit: 12,11 — (1,10 + 0,225) = 10,788 %,
Rosenfeld: 17,87 — (2,88 + 0,654) = 14,336 %.

Die Resultate führen zu folgenden Schlussfolgerungen:

Die Rosenfeld'sche Methode, die die höchste Procentzahl Extract liefert, ist bedenklich wegen des hohen Gehaltes des Extractes an stickstoffhaltigen Beimengungen, deren Natur nicht näher bekannt ist. Sie bietet dagegen Vorzüge, wenn es sich auch um die Bestimmung des Gesammtgehaltes an Lecithin handelt.

Nach dem Voit'schen Verfahren erhalten wir die geringste Menge Fett und relativ mehr Beimengungen als durch die gewöhnliche Aetherextraction; die Extractionsdauer von 24 Stunden ist ungenügend.

Durch das Wiederauflösen des Extractes in Aether oder Petroleumäther werden nicht ausschliesslich fettartige Substanzen erhalten, so dass man solches Fett nicht als Reinfett betrachten kann.

Das Fett nach der Dormeyer'schen Methode konnte ich wegen der durch die Verdauung gewinnbaren allzu geringen Extractmengen nicht näher untersuchen.

Generaltabelle.

Tabelle IX. In 100 g Fett.

	Freie Fett-säuren	Flücht. Fett-säuren	Oel-säure	Palmi-tinsäure	Stearin-säure	Verseif-bare Säuren	Phos-phor
Soxhlet . . .	14,67	0,34	61,89	21,5	9,16	92,20	0,24
E. Voit. . . .	11,6	0,34	61,02	21,85	9,74	92,61	0,35
Rosenfeld . .	16,2	1,08	59,60	20,9	9,0	89,50	0,62

	Lecithin	Palmitin-säure im Lecithin	Stick-stoff	Stickstoff im Lecithin	Stickstoff in anderen Ver-bindungen	Ptomaïne
Soxhlet . . .	6,32	3,99	0,425	0,108	0,31	1,86
E. Voit. . . .	9,15	5,78	0,46	0,15	0,31	1,86
Rosenfeld . .	16,12	10,18	0,89	0,28	0,61	3,66

Tabelle X. In 100 g Substanz.

	Fett-menge	Freie Fett-säuren	Flücht. Fett-säuren	Oel-säure	Palmi-tinsäure	Stearin-säure	Verseif-bare Säuren
Soxhlet . . .	13,0	1,90	0,04	8,04	2,74	1,19	11,98
E. Voit. . . .	12,11	1,40	0,04	7,39	2,63	1,18	11,2
Rosenfeld . .	17,87	2,89	0,19	10,64	3,73	1,6	15,97

	Phos-phor	Lecithin	Palmi-tinsäure im Lecithin	Stick-stoff	Stick-stoff im Lecithin	Pto-maïne	Reinfett
Soxhlet . . .	0,031	0,82	0,51	0,055	0,014	0,24	11,94
E. Voit. . . .	0,042	1,10	0,7	0,055	0,018	0,225	10,78
Rosenfeld . .	0,11	2,88	1,83	0,159	0,05	0,654	14,33

B. Eine neue Methode der quantitativen Fettbestimmung.

Nach der Voit'schen und Rosenfeld'schen Methode wird der gewonnene Extract in Petroleumäther gelöst, um ihn von den Beimengungen zu befreien. Als eigentliches Extractionsmittel wurde

der Petroleumäther bis jetzt wenig verwendet. Schlesinger hat unlängst einen Controlversuch angestellt, der nicht zu Gunsten des Petroleumäthers ausfiel; er erhielt durch Extrahiren mit Petroleumäther weniger Fett als mit gewöhnlichem Aether. Diese Resultate scheinen mir ein wenig auffallend. Nun gibt aber Schlesinger nicht an, was für Petroleumäther in seinen Versuchen zur Anwendung gelangte. Der käufliche Petroleumäther ist ein Gemisch von verschieden hoch siedenden Fractionen bis 120°, so dass die Temperatur des Wasserbades nicht hoch genug ist, um alle Fractionen zum Sieden zu bringen. Auf solche Weise destillirt im Extractionsapparate nur ein Theil des angewendeten Petroleumäthers, was die Analyse ohne Zweifel beeinträchtigt. Um mich aber zu überführen, habe ich einige Fettbestimmungen in demselben Ausgangsmaterial (Fleischmehl) ausgeführt, das ich für meine Untersuchungen gebraucht habe, um einen Vergleich anstellen zu können. Als Extractionsmittel gelangte die bei 50 bis 60° siedende Fraction Petroleumäther zur Anwendung. Ich erhielt folgende Resultate:

Versuch I.

Angewandte Substanz 9,4352 g.

24 stünd. Extr.	1,386 g	Fett =	14,68 %
12 „ „	0,0438 g	„ =	0,46 %
12 „ „	0,0058 g	„ =	0,06 %
48 Stunden	1,4356 g		15,20 %.

Versuch II.

Angewandte Substanz 8,5072 g.

24 stünd. Extr.	1,2642 g	Fett =	14,86 %
12 „ „	0,0400 g	„ =	0,47 %
12 „ „	0,0050 g	„ =	0,059 %
48 Stunden	1,3092 g		15,389 %.

Versuch III.

Angewandte Substanz 8,7252 g.

24 stünd. Extr.	1,2442 g	Fett =	14,72 %
12 „ „	0,0568 g	„ =	0,65 %
12 „ „	0,0032 g	„ =	0,04 %
48 Stunden	1,3042 g		15,41 %.

Versuch IV.

Angewandte Substanz 7,6512 g.

24 stünd. Extr.	1,1546 g	Fett =	15,09 %
12 „ „	0,0162 g	„ =	0,21 %
12 „ „	0,0056 g	„ =	0,073 %
48 Stunden	1,1764 g		15,373 %.

Der Extract wurde filtrirt, der Petroleumäther verdunstet, dann gewogen und noch ein Mal in Petroleumäther gelöst, um ihn von etwaigen Beimengungen zu befreien, — es blieb aber kein Rückstand.

In den folgenden Versuchen wurde anfangs dieselbe Extractionsdauer eingehalten wie beim Extrahiren mit Aethyläther, um einen Vergleich anstellen zu können.

Versuch V.

Angewandte Substanz 13,7252 g.

12 stünd. Extr.	1,9848 g	Fett =	14,5 %
24 „ „	0,1124 g	„ =	0,82 %
12 „ „	0,0084 g	„ =	0,06 %
48 Stunden	2,1056 g		15,38 %.

Versuch VI.

Angewandte Substanz 8,6492 g.

12 stünd. Extr.	1,2646 g	Fett =	14,62 %
24 „ „	0,0468 g	„ =	0,54 %
12 „ „	0,0064 g	„ =	0,074 %.
48 Stunden	1,3178 g		15,234 %.

Der Extract löst sich ohne Rückstand in Aethyläther, Petroleumäther und Chloroform.

Diese Zahlen im Vergleich mit den Zahlen in der Tab. I zeigen, dass man durch Extrahiren mit Petroläther zu höherem Werthe gelangt als nach allen übrigen, mit Ausnahme der Rosenfeld'schen Methode. Was die Beschaffenheit dieses Extractes betrifft, so muss sie qualitativ dieselbe sein wie in allen übrigen. Es kann sich hier nur um die Menge der Verunreinigungen handeln, d. h. um einen höheren oder geringeren Phosphor- und Stickstoffgehalt. Die von mir zu diesem Zwecke ausgeführten Analysen gaben folgende Resultate:

Stickstoff.

Versuch I.

Angewandte Substanz 0,9142 g. Verbraucht 1 ccm Schwefelsäure.

1 ccm H_2SO_4 = 0,00294 N.

$0{,}9142 : 0{,}00294 = 100 : x.$

$x = 0{,}32\,\%.$

Versuch II.

Angewandte Substanz 0,9542 g. Verbraucht 0,95 ccm Schwefelsäure.

$0{,}00294 \times 0{,}95 = 0{,}00279$ N.

$0{,}9542 : 0{,}00279 = 100 : x.$

$x = 0{,}29\,\%.$

Phosphor.

Der Phosphorgehalt wurde maassanalytisch nach Neumann's (28) Verfahren bestimmt.

Angewandt 0,9964 g Fett. Verbraucht 7,2 ccm Natronlauge.

$7{,}2 \times 1{,}268 = 0{,}00913$ g P_2O_5.

$P_2O_5 : P_2 = 142 : 62 = 0{,}00913 : x$.

$x = 0{,}00398$ g Phosphor.

$0{,}9964 : 0{,}00398 = 100 : x$.

$x = 0{,}39\,\%$.

Lecithin: $0{,}00913 \times 11{,}366 = 0{,}10377$ g.

$0{,}9964 : 0{,}10377 = 100 : y$.

$y = 10{,}41\,\%$.

Tabelle XI.

	In 100 g Fett			In 100 g Substanz		
	Menge	Im Lecithin	In and. Verbind.	Menge	Im Lecithin	In and. Verbind.
Stickstoff	0,30	0,176	0,124	0,046	0,026	0,019

Diese Resultate, verglichen mit denen nach Soxhlet (Tab. IX und X), zeigen an Phosphor einen höheren Gehalt, nach Rosenfeld einen geringeren; dafür ist der Gehalt an Stickstoff in unbekannten Verbindungen, im Vergleich zu allen übrigen, ein bedeutend geringerer; wir erhalten also ein relativ reineres Fett.

Wie wir gesehen haben, wird Lösung des Extrakts in Petroleumäther empfohlen, um nur reine, fettartige Substanzen zu erhalten. Meine Untersuchungen haben aber bewiesen, dass der Petroleumäther als Reinigungsmittel nicht sein Ziel erreicht. Nun beschäftigte mich der Gedanke, ob man wenigstens eine bekannte Beimengung aus dem Fette vollständig entfernen kann, nämlich das Lecithin, den beständigen Begleiter des Fettes, der sich freilich in den Fettbestimmungen so eingebürgert hat, dass man ihn nicht mehr als Beimengung betrachtet.

Als Reinigungsmittel habe ich Aceton gewählt, in dem, wie bekannt, das Lecithin vollständig unlöslich ist, und das als Fällungsmittel für Lecithin (27) dient. Es ist uns auf solche Weise die Möglichkeit geboten, ein lecithinfreies Fett zu erhalten. Das Fett wird entweder direct in Aceton gelöst und vom Rückstand abfiltrirt, oder es wird zuerst in wenig Chloroform gelöst und dann mit Aceton gefällt.

1,308 g Petroleumätherextract in Aceton gelöst hat an Gewicht 0,1378 g verloren, was 10,54 % Lecithin ausmacht. Die Differenz von 0,13 %, verglichen mit dem aus der Phosphorbestimmung berechneten Lecithingehalt, fällt in die Fehlergrenzen, um so mehr, wenn man an die Unsicherheit des Molekulargewichts des Lecithins denkt (Palmitin-, Stearin- oder Oelsäure?). Denselben Versuch habe ich mit dem Rosenfeld'schen Fett angestellt: 1,8848 g Fett haben an Gewicht 0,3280 g verloren, was 17,4 % ausmacht. Vergleichen wir diese Zahl mit der aus der Phosphorbestimmung berechneten Menge Lecithin, so finden wir eine Differenz von 1,2 %, die auf Verluste nicht zurückgeführt werden kann. Wahrscheinlich sind im Rosenfeld'schen Fett ausser Lecithin noch andere in Aceton unlösliche Verbindungen enthalten. Die qualitative Prüfung des in Aceton löslichen Fettes gab keine Phosphorsäurereaction. Wenn wir nun von der Gesammtmenge Stickstoff im Petrolätherextract den Stickstoffgehalt im Lecithin abziehen, so erhalten wir ein Fett mit einem Stickstoffgehalt von nur 0,12 %, d. h. ein nahezu reines Fett. Die Stickstoffbestimmungen in dem acetonlöslichen Petroleumätherextract gaben folgende Resultate:

Versuch I.

Angewandt 0,9196 g Fett. Verbraucht 0,35 ccm Schwefelsäure.

1 ccm $H_2SO_4 = 0,00294$ N.

$0,35 \times 0,00294 = 0,001029$ N.

$0,001029 : 0,9196 = 100 : x.$

$$x = 0,11\ \%.$$

Versuch II.

Angewandt 0,9090 g Fett. Verbraucht 0,3 ccm Schwefelsäure.

$0,3 \times 0,00294 = 0,000882$ N.

$0,9090 : 0,000882 = 100 : x.$

$$x = 0,097\ \%.$$

Wenn wir den Stickstoffgehalt auf Ptomaïne umrechnen und vom Petrolätherextract den Lecithingehalt und Ptomaïngehalt abziehen, so finden wir im Vergleich mit dem Rosenfeld'schen Fett nur eine sehr geringe Differenz von 0,22 %:

$$\frac{C_5H_{14}N_2 + C_5H_{15}NO_2}{2} : \frac{3\ N}{2} = x : y$$

$$126 : 21 = x : 0,124$$

In 100 g Fett . . . . $x = 0{,}744$.
In 100 g Substanz . . . . $= 0{,}114$.
Lecithin in 100 g Substanz . . . . 1,10.
Mittelwerth des Petrolätherextractes . 15,33.

$$15{,}33 - (1{,}10 + 0{,}114) = 14{,}116$$

Rosenfeld . . . . . 14,336.

Das Ergebniss dieser Versuche führt zu dem Schluss, dass dieser Methode wie in qualitativer so auch in quantitativer Beziehung der Vorzug gegeben werden muss. Auch vom ökonomischen Standpunkte bewährt sich diese Methode in vorzüglicher Weise, da der Petroläther im Vergleich mit Aethyläther und Chloroform bedeutend billiger und auch nicht so flüchtig ist. Für ein Laboratorium, wo viel Fettbestimmungen ausgeführt werden, ist das durchaus nicht zu unterschätzen.

Der experimentelle Theil der vorliegenden Arbeit wurde im thierphysiologischen Institut der Königlichen landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin im October 1900 begonnen und im Juli 1901 zu Ende geführt.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. N. Zuntz, für die gütige Anregung und das wohlwollende Interesse, das er dieser Arbeit schenkte, meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen. Es ist mir angenehme Pflicht, dem verstorbenen Herrn Professor Dr. Frentzel für die freundliche Unterstützung und werthvollen Rathschläge, durch die er meine Arbeit förderte, besonderen Dank auszusprechen.

Literaturverzeichniss.

1) P. Argutinsky, Die elementare Zusammensetzung des Ochsenfleisches. Pflüger's Archiv Bd. 55.
2) E. Bogdanow, Ueber die Fette des Fleisches. Pflüger's Archiv Bd. 65.
3) Erwin Voit, Ein Beitrag zur Methode der Fettbestimmung. Zeitschr. für Biologie Bd. 35.
4) E. Pflüger, Ueber die Entstehung von Fett aus Eiweiss im Körper der Thiere. Pflüger's Archiv Bd. 51.
5) F. Soxhlet, Gewichtsanal. Bestimmung des Milchfettes. Dingler's polyt. Journal Bd. 232.

6) C. Dormeyer, Die quantitative Bestimmung von Fetten, Seifen und Fettsäuren in thierischen Organen. Pflüger's Archiv Bd. 65.

7) Athanasiu, Die Erzeugung von Fett im thierischen Körper unter dem Einfluss von Phosphor. Pflüger's Archiv Bd. 64.

8) J. Nerking, Neue Beiträge zur Fettbestimmung in thierischen Geweben und Flüssigkeiten. Pflüger's Archiv Bd. 73.

9) M. Schlesinger, Zur Kritik der Fettbestimmungsmethoden. Dissertation.

10) Liebermann und Szekely, Eine neue Methode der Fettbestimmung in Futtermitteln, Fleisch u. s. w. Pflüger's Archiv Bd. 72.

11) E. Bogdanow, Eine neue Methode der Fettbestimmung in thierischen Substanzen. Pflüger's Archiv Bd. 68.

12) Noel-Paton, Ueber die Beziehung der Leber zu den Fetten. Jahrb. über d. Fortschr. d. Thierchem. Bd. 26.

13) Otto Frank, Eine Methode, Fleisch von Fett zu befreien. Zeitschr. für Biologie Bd. 32.

14) Rosenfeld, Zur Methodik der Fettbestimmung. Centralblatt für innere Medicin Nr. 33.

15) Benedikt, Analyse der Fette und Wachsarten.

16) Merz, Zeitschr. für anal. Chemie Bd. 17 S. 390.

17) Haussmann, Dingler's polyt. Journal Bd. 240 S. 62.

18) E. Reichert, Vereinfachte Butterprüfung nach Hehner's Princip. Zeitschrift für anal. Chemie Bd. 18. — E. Meissl, Untersuchungen über die Verfälschung des käuflichen Butterschmalzes. Dingler's polyt. Journal Bd. 233. — R. Wollny, Ueber die Reichert-Meissl'sche Butterprüfungsmethode. Milchzeitung Bremen Jahrg. 16 Nr. 32.

19) O. Hehner, Die Analyse des Butterfettes. Zeitschr. für anal. Chemie. Bd. 16.

20) Hübl, Eine allgemein anwendbare Methode zur Untersuchung der Fette. Dingler's polyt. Journal. Bd. 253.

21) Heintz, Anal. Chem. Pharm. S. 84 und 88.

22) Schulze u. Frankfurt, Landw. Versuchsstation. Bd. 43, S. 307. 1893.

23) Hammarsten, Lehrbuch der physiol. Chemie.

24) Neumeister, Lehrbuch der physiol. Chemie.

25) Robert Otto, Ausmittelung der Gifte.

26) R. Kobert, Compend. der prakt. Toxicologie.

27) Hoppe-Seyler, Handbuch der physiol. und pathol. chem. Analyse.

28) Neumann, Phosphorbestimmung. Verhandlungen der phys. Gesellschaft. Sitzung vom 10. Novbr. 1899.

29) C. Liebermann u. H. Sachse, Ueber Phenylpropiolsäuredijodid und die Jodaddition an ungesättigte Säuren. Ber. Bd. 24, H. 2, S. 4112—4118.

(Aus dem thierphysiol. Institut der Kgl. landwirthschaftl. Hochschule zu Berlin.)

Ueber den respiratorischen Stoffwechsel bei statischer Arbeit.

Von

Arthur Bornstein und **Ernest Poher.**

Während die Einwirkung der dynamischen Arbeit auf den Stoffwechsel im Laufe der letzten Jahrzehnte von vielen Seiten aus untersucht worden ist, ist die Kenntniss des Einflusses der von Speck so genannten statischen Arbeit auf den Stoffwechsel eine weniger vollständige. Daher folgten wir gern der Anregung des Herrn Prof. Zuntz, einige Stoffwechselversuche an uns bei statischer Arbeit anzustellen, und das konnten nur Respirationsversuche sein.

Der Einfluss der statischen Arbeit auf den respiratorischen Stoffwechsel ist relativ gering, oder vielmehr, es ist in Folge der bei der statischen Arbeit schnell auftretenden Ermüdung nicht möglich, diejenige Arbeit zu leisten, die einen grossen respiratorischen Stoffwechsel hervorrufen würde. Es ist dies leicht erklärlich, wenn man bedenkt, dass bei der dynamischen Arbeit durch die schnell auf einander folgenden Contractionen das Blut und die Lymphe, die mit den Abfallsproducten beladen sind, aus den Muskeln herausgepresst werden, während bei der statischen Arbeit der einmal contrahirte Muskel in der Contraction verharrt, und so die Circulation der Gewebsflüssigkeiten nicht denselben Grad erreicht wie bei der dynamischen Arbeit.

So kommt es, dass die Schwankungen, die der Stoffwechsel bei ein und demselben Menschen in Folge der Verdauungsarbeit u. s. w. erleidet, die Grösse einer ziemlich ermüdenden reinen statischen Arbeit erreicht. Wollten wir also zu einigermaassen einwandfreien Resultaten gelangen, so mussten wir vor jedem einzelnen Arbeitsversuch einen als Norm zu betrachtenden Ruheversuch anstellen. Aus dem gleichen Grunde wählten wir die — vielleicht etwas unbequemere — liegende Stellung, die vor dem Sitzen oder Stehen den Vortheil eines gleichmässigen Stoffwechsels voraus hat.

Bei den am häufigsten in praxi vorkommenden statischen Arbeiten, z. B. beim Stehen, beim Tragen eines Gewichtes auf dem Nacken, wird die Arbeit zum grössten Theil nicht durch die Muskeln, sondern durch die Elasticität der Bänder geleistet. Um dies möglichst zu vermeiden, arbeiteten wir, indem wir liegend ein Gewicht in der Hand des seitwärts bis zur Schulterhöhe (d. h. bis zur Horizontalen) gehobenen, gestreckten rechten Armes hielten.

Da es unmöglich ist, in dieser Stellung ein Gewicht länger als 1—2 Minuten zu halten, so hielten wir es eine Zeit von 10″, 20″, 30″, worauf wir eine Ruhepause von 10″ resp. 20″ resp. 30″ eintreten liessen. Darauf folgte wieder eine Arbeitsperiode von 10″ resp. 20″, resp. 30″, dieser wieder eine Ruheperiode u. s. w. So wurde es uns möglich, den Versuch auf $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde auszudehnen. Der Arm ruht während der Ruheperioden mit dem Gewicht auf einem neben dem Sopha befindlichen Stuhle und wurde während der Arbeitsperioden um so viel gehoben, dass er den Stuhl gerade nicht berührte Um nun die (an und für sich ja äusserst geringe) Arbeit auszuschalten, die dadurch geleistet wird, dass bei Beginn der Arbeitsperioden des Arbeitsversuches einerseits die Muskeln des Arms sich einmal contrahiren müssen, um erst in das Stadium der tetanischen Contraction zu kommen[1]), andererseits Arm und Gewicht gehoben werden; um, wie gesagt, diese Fehlerquellen zu vermeiden, machten wir diese kleinen Bewegungen auch während des Ruheversuches, der in Folge dessen nur als relativer Ruheversuch bezeichnet werden kann.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass der Eine von uns jeweils als Versuchsperson diente, während der Andere beobachtete. Die Versuche wurden an dem schon oftmals z. B. von Heineman[2]) beschriebenen Zuntz'schen Respirationsapparat ausgeführt.

Die ersten Versuche, die wir anstellten, haben wir nicht zur Berechnung der Mittelzahlen mit benutzt und auch nicht in der Generaltabelle angeführt: wir betrachteten sie als Uebungsversuche, und sie ergaben in der That auch höhere Werthe als die späteren Versuche, was ja schon häufig beobachtet worden ist.

Indem wir glaubten, die geringe Aenderung vernachlässigen zu dürfen, welche der calorische Werth des respiratorischen Gaswechsels

---

1) Einige rechnen diese Anfangscontraction noch mit zur statischen Arbeit.
2) Pflüger's Archiv Bd. 83.

erleidet, je nachdem mehr oder weniger Eiweiss in Harnstoff umgesetzt wird, berechneten wir nach den von Zuntz[1]) angegebenen Grundsätzen die während der Ruheversuche und die während der Arbeitsversuche pro Minute im Körper freigewordene Energie in Calorien und aus deren Differenz die durch die statische Arbeit producirten Wärmemengen.

Nach Braune und Fischer[2]) schätzten wir nach unserem Körpergewicht das Gewicht unseres rechten Armes im Mittel auf 4,5 kg, die Länge des Arms vom Humeruskopf bis zu seinem Schwerpunkt auf 31 cm, seine Länge bis zum Schwerpunkt der Hand auf 55 cm. Wenn wir uns das Gewicht des Armes in den Schwerpunkt der Hand verlegt denken, so entspräche ihm dort ein Gewicht von $\frac{4,5 \times 31}{55}$ kg = 2,55 kg. Dieses Gewicht setzten wir bei den Versuchen, bei denen wir durch Halten des unbelasteten Armes die Arbeit leisteten, als das Gewicht des Armes in Rechnung.

Wir erhalten so aus den Versuchen, bei denen 20″ Arbeit mit 20″ Ruhe abwechselten, folgende Mittelzahlen:

Tabelle I.

Art des Gewichtes	Pro Kilogramm in einer Minute			
	Verbrauchter Sauerstoff	Producirte CO_2	Aufgewendete (kleine) Calorien	Wahrscheinlicher Fehler
Arm ohne Gewicht = 2,55 kg	3,1 ccm	4,5 ccm	18 Cal.	± 18 %
Arm + 3,15 kg = 5,7 kg . .	10,7 „	13,8 „	51 „	± 4 %
Arm + 5,68 kg = 8,23 kg. .	24,6 „	19,6 „	94 „	± 8 %

Aus dieser Tabelle ergibt sich also, dass der Stoffwechsel nicht proportional mit der Grösse der Gewichte wächst, sondern bedeutend schneller. Ueber die Art dieses Wachstums ist es schwierig, bestimmte Gesetze aufzustellen; auf jeden Fall scheint es bis zu einer gewissen Grenze nur relativ geringen individuellen Schwankungen zu unterliegen; über diese Grenze hinaus wächst der Stoffverbrauch bei der einen Versuchs-

1) Pflüger's Archiv Bd. 68.

2) Abhandl. d. Kgl. sächsischen Akademie der Wissenschaften 1889.

person langsamer, bei der anderen schneller. Zur Veranschaulichung diene folgende Tabelle[1]).

Tabelle II.

Art des Gewichts	Erste Versuchsperson (Bornstein)		Zweite Versuchsperson (Poher)	
	Calorien pro Kilogramm und Minute	Wahrscheinlicher Fehler	Calorien pro Kilogramm und Minute	Wahrscheinlicher Fehler
Unbelasteter Arm . . .	18 (kleine) Cal.	± 4 %	17,5 Cal.	± 35 %
Arm + 3,15 kg	55 „ „	± 5 %	42 „	± 4 %
Arm + 5,68 kg	61 „ „	± 5 %	137 „	± 4 %

Ein ähnliches Verhalten scheinen die Versuche zu zeigen, bei denen wir die Dauer der Arbeitsperioden variiren liessen. Wir haben, wie schon erwähnt, Versuche angestellt, bei denen 10″ bezw. 20″ bezw. 30″ Arbeit mit 10″ bezw. 20″ bezw. 30″ Ruhe abwechselten. Als Gewicht diente uns immer das Gewicht von 3,15 kg. Wir erhielten folgende Tabelle der Mittelzahlen:

Tabelle III.

Grösse der Arbeits- und Ruheperioden	Pro Kilogramm Gewicht in einer Minute			
	Verbrauchter O_2	Producirte CO_2	Aufgewendete (kleine) Calorien	Wahrscheinl. Fehler
10″	7,6 ccm	6,9 ccm	44 Cal.	± 6 %
20″	10,7 „	13,8 „	51 „	± 4 %
30″	13,8 „	11,3 „	66 „	± 12 %

Wir suchten dies merkwürdige Verhalten uns ursprünglich dadurch plausibel zu machen, dass wir annahmen, die Unterschiede seien im Wesentlichen durch Zittern des durch das Tragen der Last mehr oder weniger ermüdeten Armes hervorgerufen. Um dies nachzuweisen, stellten wir diese Zitterbewegungen graphisch dar. Die das Gewicht haltende Hand wurde mit einem Faden verbunden, welcher über ein System von Rollen geleitet wurde. An der letzten Rolle war ein Schreibhebel befestigt, der auf einer rotirenden, berussten Trommel die Bewegungen des Armes aufschrieb. Die Zeit

1) Tabelle II ist entstanden aus den gleichen Versuchen wie Tabelle I, wobei die Mittelwerthe für jede Versuchsperson besonders berechnet wurden.

wurde jede zweite Secunde durch ein Uhrwerk markirt, welches durch einen Wagner'schen Hammer mit einem zweiten Schreibhebel in Verbindung stand. Aus den Radien der Rollen und der Länge des Schreibhebels lässt es sich leicht berechnen, in welchem Verhältniss die Excursionen des Schreibhebels zu denen der Hand stehen. Einfacher war es, wenn man den Apparat in der Weise aichte, dass man die Hand eine abgemessene Excursion machen und den Schreibhebel diese Excursion auf die Trommel verzeichnen liess. Die von dem Schreibhebel verzeichneten Linien wurden gemessen und daraus die Grösse der von der Hand ausgeführten Bewegungen berechnet.

Wir leisteten dabei die Arbeit in der gleichen Weise wie bei den früheren Versuchen: 20" Arbeit abwechselnd mit 20" Ruhe, und liessen jeweils Stichproben der 20" währenden Arbeitsperioden aufzeichnen. Die Versuche wurden an Bornstein angestellt. Dies sind unsere Resultate:

Tabelle IV.

Art des Gewichtes	Grösse des in der Arbeitsminute durch Zittern zurückgelegten Weges in Metern = pro Kilogramm Gewicht geleistete Arbeit in Meterkilogramm					Im Ganzen durch Zittern pro Arbeitsminute geleistete Arbeit
I. Versuch unbelasteter Arm	Nach 5' Arbeit 0,106	Nach 9' Arbeit 0,364	Nach 16' Arbeit 0,444	Nach 19' Arbeit 0,339	Mittel 0,313	0,799 mkg
II. Versuch Arm + 3 kg Gewicht	Nach 5' Arbeit 0,555	Nach 8' Arbeit 0,409	Nach 12' Arbeit 0,491	Nach 17' Arbeit 0,433	Mittel 0,472	2,620 „
III. Versuch Arm + 5 kg Gewicht	Nach 5' Arbeit 0,425	Nach 9' Arbeit 0,278	Nach 12' Arbeit 0,185	Nach 15' Arbeit 0,301	Mittel 0,297	2,242 „

Aus diesen Zahlen ist ersichtlich, dass das Zittern nicht die Fehlerquelle war, welche unsere Werthe in der oben vermutheten Weise beeinflusst hätte. Die Mittelzahlen der pro Kilogramm durch Zittern geleisteten Arbeit weichen nicht in dem Maasse von einander ab, wie wir erwartet hatten. Im Gegentheil! Es scheint sogar, als ob die Extrabewegungen bei dem Gewicht von 5 kg kleiner würden. Es wäre dies dann gewissermaassen eine Analogie zu dem Verhalten, das Zuntz und Hagemann[1]) bei Pferden fanden, die grosse

1) Zuntz und Hagemann, Stoffwechsel des Pferdes.

dynamische Arbeit leisteten, und dabei ihre Extrabewegungen stark einschränkten. Doch ist natürlich die Anzahl der Versuche zu gering, um darüber etwas Sicheres auszusagen.

Wie dem nun auch sei, wir haben gefunden, dass bei der statischen Arbeit der Stoffverbrauch nicht proportional mit der Zeitdauer wächst, sondern bedeutend schneller. Ein ähnliches Verhalten hatte Speck[1]) schon gefunden. Er leistete die statische Arbeit dadurch, dass er ein Gewicht auf dem Nacken trug. Er fand z. B. bei einer Last von 20 kg einen O_2-Verbrauch von 2,3 ccm pro Kilogramm und Minute, bei 50 kg einen solchen von 4,9 ccm pro Kilogramm und Minute. Diese Zahlen (und auch die Grösse des Wachsens) sind allerdings bedeutend kleiner als unsere Zahlen; doch muss man berücksichtigen, dass bei dieser wie bei einer anderen Anordnung von Speck ein grosser Theil des Gewichts nicht durch Muskelcontractionen, sondern durch Anspannung von Bandmassen getragen wird.

Zu anderen Resultaten kamen Chauveau und Tissot[2]). Sie machten ihre Versuche, indem sie das Gewicht in dem rechtwinklig zum Oberarm gebeugten Unterarm hielten. Sie fanden den Stoffwechsel annähernd proportional dem getragenen Gewicht. Eine gewisse Zunahme des auf die Einheit der Belastung entfallenden Zuwachses im Gaswechsel zeigen aber auch ihre Mittelzahlen, und diese Zunahme tritt gerade in den besten ihrer Versuche am deutlichsten hervor. In den beiden ersten der vier Versuche (Arch. de physiol. normale et pathol. 1897 pag. 86) bewirkt nämlich dieselbe Last eine fast drei Mal so grosse Steigerung des Sauerstoffverbrauchs als in den bei den letzten. Anscheinend war der Experimentator anfänglich noch ungeübt und entwickelte gerade bei den Versuchen mit geringerer Belastung ein Uebermaass von Anstrengung. Durch Mittelung der zwei ersten und der zwei letzten Versuche ergeben sich folgende Zahlen:

Belastung	Zuwachs des Sauerstoffverbrauchs erste zwei Versuche A	Zuwachs des Sauerstoffverbrauchs letzte zwei Versuche B
1,666 kg	186 ccm	53 ccm
3,333 kg	290 ccm	118 ccm
5,0 kg	424 ccm	214 ccm

1) Speck, Physiologie des menschlichen Athmens. 1892.

2) Chauveau et Tissot, Compt. rend vol. 123, Tissot, Arch. de physiol. norm. et path. vol. 9. 1897.

General-

(a = Ruheversuche;

Nummer	Ventilation pro Minute Liter	Zusammensetzung der exspirirten Luft in % O	Zusammensetzung der exspirirten Luft in % CO_2	Aufgenommener Sauerstoff pro Minute Liter	Abgegebene Kohlensäure pro Minute Liter
					Gewicht:
					A. 20″ Arbeit;
I a.	7,15	16,89	3,74	0,2745	0,2469
I b.	8,29	16,73	3,86	0,3295	0,2942
II a.	7,125	16,76	3,66	0,28996	0,24455
II b.	8,67	17,06	3,22	0,32865	0,26930
III a.	6,614	16,68	3,87	0,27519	0,24356
III b.	8,36	17,05	3,55	0,31635	0,28670
IV a.	7,457	16,80	3,77	0,2947	0,2609
IV b.	9,289	17,07	3,66	0,3389	0,3145
V a.	7,867	17,14	3,65	0,27850	0,2638
V b.	8,824	16,99	3,80	0,33018	0,31272
VI a.	7,875	16,31	4,15	0,35103	0,30520
VI b.	7,62	16,25	4,15	0,39030	0,33450
VII a.	8,60	15,53	3,94	0,3482	0,3011
VII b.	10,50	16,74	3,75	0,4042	0,3687
VIII a.	8,63	16,44	3,78	0,3586	0,2897
VIII b.	9,10	16,29	3,86	0,3928	0,3126
IX a.	7,05	16,78	3,67	0,2711	0,2307
IX b.	8,1	16,88	3,67	0,3023	0,2673
X a.	7,4	16,25	4,15	0,3249	0,2780
X b.	8,386	16,34	4,16	0,3568	0,3262
XI a.	9,35	16,97	3,50	0,3423	0,2937
XI b.	10,21	16,945	3,665	0,3783	0,3361
					B. 10″ Arbeit;
XII a.	8,085	16,82	3,86	0,3078	0,2856
XII b.	8,888	16,91	3,70	0,3338	0,3006
XIII a.	8,4	16,99	3,69	0,3094	0,2833
XIII b.	10,37	17,31	3,50	0,3394	0,3254
XIV a.	8,96	17,40	3,45	0,2882	0,2800
XIV b.	9,11	17,05	3,59	0,3266	0,2962
XV a.	7,88	17,06	3,40	0,2874	0,2449
XV b.	8,5	16,70	3,40	0,3456	0,2621
XVI a.	7,15	16,37	4,32	0,3054	0,2854
XVI b.	7,7	16,32	4,35	0,3327	0,3092
XVII a.	7,23	15,96	3,95	0,3876	0,2916
XVII b.	8,77	15,71	4,18	0,4090	0,3765

Tabelle.

b = Arbeitsversuche.)

Respirator. Quotient	für die statische Arbeit pro Minute verbraucht			Versuchsperson
	O in Liter	CO_2 in Liter	Calorien	
3 kg 150 g.				
20" Ruhe.				
0,9005 0,893	0,05535	0,0473	0,268	Bornstein
0,843 0,819	0,03869	0,02475	0,177	Poher
0,885 0,873	0,04116	0,04314	0,198	Bornstein
0,885 0,928	0,04418	0,05362	0,237	Bornstein
0,9476 0,9472	0,05168	0,04892	0,258	Bornstein
0,8695 0,8568	0,03927	0,02930	0,187	Bornstein
0,8651 0,8710	0,0560	0,0676	0,276	Bornstein
0,7957 0,7959	0,0342	0,0229	0,160	Poher
0,8513 0,8843	0,0312	0,0366	0,175	Bornstein
0,8557 0,8862	0,0319	0,0412	0,166	Bornstein
0,8579 0,8885	0,0360	0,0424	0,191	Poher
10" Ruhe.				
0,9885 0,9798	0,0260	0,0150	0,146	Bornstein
0,9157 0,9589	0,0300	0,0421	0,168	Poher
0,9717 0,9070	0,0384	0,0162	0,168	Bornstein
0,8522 0,7639	0,0582	0,0172	0,261	Poher
0,9338 0,9295	0,0283	0,0238	0,205	Bornstein
0,7524 0,9205	0,0214	0,0849	0,167	Bornstein

Generaltabelle

Nummer	Ventilation pro Minute Liter	Zusammensetzung der exspirirten Luft in % O	CO_2	Aufgenommener Sauerstoff pro Minute Liter	Abgegebene Kohlensäure pro Minute Liter
				C. 30″ Arbeit;	
XVIII a.	6,86	16,80	3,70	0,2614	0,2302
XVIII b.	7,52	16,86	3,71	0,2849	0,2534
XIX a.	6,85	16,47	4,02	0,2909	0,2554
XIX b.	8,42	16,28	4,49	0,3659	0,3506
XX a.	8,21	17,73	2,86	0,2472	0,2149
XX b.	9,11	17,39	3,40	0,2967	0,2832
XXI a.	7,76	17,53	2,96	0,2766	0,2371
XXI b.	7,83	16,94	3,26	0,3376	0,2631
XXII a.	7,87	17,44	3,05	0,2932	0,2459
XXII b.	7,90	16,96	3,31	0,3377	0,2771
				Gewicht:	
				20″ Arbeit;	
XXIII a.	8,61	17,37	3,36	0,2837	0,2640
XXIII b.	11,2	16,61	4,18	0,4451	0,4170
XXIV a.	7,90	17,62	3,06	0,2428	0,2198
XXIV b.	13,925	17,14	3,89	0,3869	0,3866
XXV a.	8,71	17,53	3,24	0,2700	0,2543
XXV b.	10,04	17,14	3,60	0,3469	0,3252
XXVI a.	7,83	17,55	3,59	0,2367	0,2559
XXVI b.	12,725	17,39	3,64	0,4097	0,4237
XXVII a.	7,50	17,30	3,315	0,2510	0,2207
XXVII b.	8,57	16,985	3,75	0,3483	0,2912
XXVIII a.	7,49	17,67	2,98	0,2320	0,2076
XXVIII b.	11,7	17,16	3,70	0,4123	0,4025
XXIX a.	8,533	17,51	3,22	0,2744	0,2524
XXIX b.	9,88	16,915	3,90	0,3699	0,3566
				Statische Arbeit durch Halten	
				20″ Arbeit;	
XXX a.	6,20	16,94	3,56	0,2156	0,1868
XXX b.	6,42	17,39	3,27	0,2265	0,1944
XXXI a.	7,07	17,89	2,87	0,2112	0,1874
XXXI b.	6,355	17,465	3,045	0,2095	0,1784
XXXII b.	6,47	17,24	2,90	0,2329	0,1734
XXXII a.	6,01	17,04	3,12	0,2262	0,1727
XXXIII b.	6,10	17,27	2,99	0,2150	0,1674
XXXIII a.	6,733	17,39	3,14	0,2292	0,1940
XXXIV a.	6,29	17,16	3,23	0,2313	0,1910
XXXIV b.	6,70	17,14	3,32	0,2381	0,2047

(Fortsetzung).

Respirator. Quotient	für die statische Arbeit pro Minute verbraucht			Versuchsperson
	O in Liter	CO_2 in Liter	Calorien	
30'' Ruhe.				
0,8809 0,8897	0,0235	0,0232	0,118	Poher
0,8777 0,9574	0,0750	0,0952	0,398	Bornstein
0,8693 0,9497	0,0495	0,0683	0,271	Bornstein
0,8571 0,7972	0,0610	0,0260	0,282	Bornstein
0,7795 0,8195	0,0445	0,0222	0,197	Poher
5 kg 680 g.				
20'' Ruhe.				
0,9307 0,9369	0,1614	0,1530	0,359	Bornstein
0,9053 1,0000	0,1441	0,1668	0,757	Poher
0,9418 0,9375	0,0769	0,0709	0,380	Bornstein
1,081 1,034	0,1730	0,1677	0,792	Poher
0,8793 0,8361	0,0973	0,0705	0,384	Bornstein
0,8949 0,9762	0,1802	0,1948	0,927	Poher
0,9197 0,9641	0,0955	0,1042	0,493	Bornstein
des unbelasteten Armes.				
20'' Ruhe.				
0,8660 0,8583	0,0109	0,0076	0,051	Bornstein
0,8870 0,8515	0,0017	0,0090	0,018	Poher
0,7436 0,8264	0,0067	0,0007	0,026	Poher
0,7787 0,8467	0,0141	0,0266	0,087	Poher
0,8264 0,8520	0,0068	0,0137	0,045	Bornstein

Wir haben demnach für die erste Mehrbelastung um 1²/₃ kg einen Sauerstoffzuwachs von . . . 104 ccm in A, 65 ccm in B, für die zweite . . . . 134 ccm in A, 96 ccm in B.

Johansson[1]) hat Versuche publicirt, bei denen er an einer besonderen Maschine statische Arbeit leistete. Seine Resultate lassen sich schlecht mit unseren vergleichen, weil Johansson die Anfangscontraction mit zur statischen Arbeit rechnet, und dabei die einzelne Arbeitsperiode auf 1—2″ bemisst, so dass diese Contraction fast die eigentliche statische Arbeit überwiegt. Ein Versuch ist bei ihm vorhanden, der Arbeitsperioden von 40″ hat, also eher mit unseren Zahlen vergleichbar ist.

Er findet (wir haben seine Zahl auf Kilogramm und Arbeitsminute umgerechnet) einen Werth von 0,0431 g CO_2 pro Kilogramm Gewicht und Minute. Wenn wir von den Versuchen an Poher (der, wie Johansson, gewöhnlich nüchtern arbeitete) ein Mittel nehmen, so finden wir 0,0447 g CO_2 pro Kilogramm und Minute — eine in ihrer Genauigkeit sicher zufällige Uebereinstimmung.

Demnach kommen wir zu folgenden Resultaten:

1. Der Stoffwechsel bei statischer Arbeit wächst nicht proportional mit dem getragenen Gewicht, sondern stärker.

2. Der Stoffwechsel bei statischer Arbeit wächst nicht proportional mit der Zeitdauer der Arbeitsperioden, sondern stärker.

Zum Schlusse sei es uns gestattet, unserm hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Zuntz, für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine lebhafte Antheilnahme an derselben unsern verbindlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Dr. Oppenheimer sind wir für seine Hülfe bei Anstellung der graphischen Versuche zu Dank verpflichtet.

---

1) Johansson, Skandinav. Arch. f. Physiol. 1901.

Zusatz zu vorstehender Arbeit.

Von

N. Zuntz.

Die Herren Bornstein nnd Poher haben mir bereits im August vorigen Jahres ihre Arbeit druckfertig übergeben. Inzwischen erschien im Skandin. Arch. f. Physiologie Bd. 13 eine neue Arbeit über denselben Gegenstand von Johansson und Koraen, welche nach einer anderen Methode zu principiell ganz gleichen Resultaten geführt hat, so dass beide Arbeiten in erfreulicher Weise einander ergänzen. Bei späterer Weiterverfolgung der statischen Muskelarbeit speciell mit Rücksicht auf die von Schumburg und mir in der „Physiologie des Marsches" S. 308 angedeuteten Fragen soll auf die Arbeit von Johansson und Koraen näher eingegangen werden.

(Aus dem thierphysiol. Institut der Kgl. landwirthschaftl. Hochschule zu Berlin.)

Ueber die Beziehungen zwischen Körpergrösse und Stoffverbrauch der Hunde bei Ruhe und Arbeit.

Von

Dr. med. **B. Slowtzoff.**

Zahlreiche Versuche verschiedener Autoren (Regnault und Reiset, Voit, Rubner, Richet, Zuntz u. A.) zeigen, dass der Stoffwechsel bei Thieren verschiedener Grösse nicht einfach proportional dem Gewicht des Thieres ist. Je grösser das Thier, desto kleiner ist der Umsatz pro Kilogramm Gewicht. Das kann man sehr deutlich aus folgender Tabelle (Hoesslin) (1) sehen.

Tabelle Nr. 1[1]).

Art des Thieres	Körpergewicht in kg K	Umsatz in Calorien W	Umsatz in Calorien pro kg Gewicht $\frac{W}{K}$	Umsatz pro Oberflächeneinheit $\frac{W}{K^{2/3}}$
Mensch	71,0	2680	37,75	156
Hund	42,4	(1020) 1823	(24,06) 43,0	(164) 150
Hund	39,0	(1750) 1656	(44,99) 42,5	(150) 144
Hund	27,6	(1590) 1594	(57,61) 57,8	175
Hund	4,32	(350) 348	(81,02) 80,6	131
Katze	2,75	(267) 269	(97,09) 97,9	(136) 137
Graue Ratte	0,263	(77) 65,7	(292,8) 249,7	(187) 160

1) Die dritte Columne dieser Tabelle $\frac{W}{K}$ ist von mir ausgerechnet durch Dividiren der Zahlen des ersten Stabes durch das Gewicht des Thieres. Alle Werthe sind in schwer zu controlirender Weise dadurch erhöht, dass die Versuche nicht in absoluter Ruhe, sondern bei willkürlich sich bewegenden Individuen angestellt sind. Bei Hoesslin finden sich offenbar einige Druckfehler. Ich berechnete aus Voit's von Hoesslin benutzten Zahlen mit den Werthen 9,3 Cal. pro Gramm Fett und 1,08 Cal. pro Gramm Fleisch, welche Hoesslin angewendet zu haben scheint, die Werthe, welche in den 3 letzten Stäben rechts stehen; Hoesslins Werthe stehen, wo sie abweichend sind, links daneben in Klammern.

Der Unterschied verschwindet aber, wenn wir die Grösse des Stoffwechels nicht pro Kilogramm Gewicht, sondern auf Einheit der Oberfläche umrechnen. Die Zahlen der letzten Columne von Tab. I, wie auch die Versuche mehrerer anderer Autoren, nach der Einheit der Oberfläche berechnet, stimmen sogar so gut überein, dass die Vermuthung sehr nahe liegt, dass die Grösse der Oberfläche die Grösse des Stoffwechsels bedinge. Da die Körperoberfläche die Grösse des Wärmeverlustes bedingt, hat man meist in diesem grösseren Wärmeverlust die Ursache der erwähnten Gesetzmässigkeit gesucht. [Schmidt (2), Regnault und Reiset (3), Gavarret (4), Rameaux (5), Immermann (1), Liebermeister (6), Richet (7), Rubner (8)]. Es gibt aber einige bedeutende Einwände gegen diesen causalen Zusammenhang. Hoesslin (1) hat dargethan, dass die Entwicklung der Oberfläche, sowie die Grösse des Stoffwechsels, von gewissen noch allgemeineren Ursachen bedingt sei. Direct bestimmend auf die Höhe des mittleren Umsatzes, sowohl bei Ruhe, als bei Arbeit ist ihm zufolge, die in der Zeiteinheit den Körperzellen zur Verfügung stehende Menge von Spannkraft, Nährmaterial und Sauerstoff und die Intensität und Zahl der auf die Einheit Muskelmasse und so weiter übertragenen Nervenreize. Diese Momente aber gehen der Körperoberfläche proportional. Wohl der evidenteste Beweis dafür, dass die Wärmeverluste nicht ausschlaggebende Momente sind, geben die Untersuchungen von Knauthe an Karpfen, welche gezeigt haben, dass auch bei Kaltblütern der Stoffumsatz der Körperoberfläche proportional geht. Die Oberfläche aber ist nicht das allein Bestimmende für die Grösse des Umsatzes bei Muskelruhe. Dies hat u. A. Magnus Levy (9) gezeigt, indem er darthat, dass die sogen. Ruhewerthe des Stoffverbrauches (nach dem O-Verbrauch berechnet) von der Ernährung beeinflusst werden.

Viel unvollständiger sind unsere Kenntnisse über die Unterschiede des Stoffverbrauches bei Arbeit der Thiere verschiedener Grösse. Die meisten Untersuchungen dieser Art stammen aus dem Laboratorium von Herrn Prof. Zuntz. Er selbst und seine Schüler haben gezeigt, dass man für derartige Betrachtungen zweckmässiger Weise den Stoffverbrauch bei zwei für alle Thiere gleich wichtigen und daher bei allen gleich gut eingeübten Leistungen in Betracht zieht, nämlich bei der horizontalen Fortbewegung und beim Heben des eigenen Körpers. Beide Arbeiten finden beim Bergaufgehen gleichzeitig statt, man kann aber leicht den Antheil jeder einzelnen

zahlenmässig ausdrücken und für jede die Grösse des Stoffverbrauchs durch passende Combination von Versuchen berechnen. Der Stoffverbrauch für die Hebung des Körpers, die sogen. Steigarbeit, wurde bei Thieren verschiedener Grösse und Art fast constant gefunden. Die aufgewendete chemische Energie entspricht 2,7—3,5 mkg für 1 mkg Steigarbeit. Der Energieverbrauch für Horizontalbewegung der Thiere verschiedener Grösse variirt dagegen sehr beträchtlich je nach der Grösse des Thieres (von 0,501 bis 0,137 mkg pro Kilogramm und Meter Weg). Die Thatsachen haben Zuntz (10) zu dem folgenden Schlusse gebracht: „Die Horizontalbewegung des eigenen Körpers erfordert für gleiche bewegte Masse und gleichen Weg um so mehr Arbeit, je kleiner das Thier ist. Der Arbeits- bezw. Energieaufwand ist annähernd der Körperoberfläche proportional.“

Die oben erwähnten Thatsachen wurden aber an Thieren verschiedener Species gewonnen, und desswegen wäre es wünschenswerth, dieselben Untersuchungen mit Thieren einer Art vorzunehmen. Es war zu hoffen, dass hierbei, wegen der grösseren Aehnlichkeit des Körperbaues und der Gleichheit der Ernährungsverhältnisse, die bestehenden Gesetzmässigkeiten noch schärfer hervortreten würden. Nach dem Vorschlag des Herrn Professor Zuntz habe ich daher Arbeitsversuche an Hunden verschiedener Grösse gemacht.

Die Anstellung meiner Versuche war ganz nach demselben Princip durchgeführt, wie es in der Abhandlung von Zuntz: „Ueber den Stoffverbrauch des Hundes bei Muskelarbeit“, beschrieben ist, um die neuen Zahlen mit den älteren vergleichbar zu machen und um das andere Material, welches vor Jahren schon von Herrn Professor Zuntz gesammelt war, auch zu benutzen.

Jeder Hund wurde tracheotomirt und trug ausser den Versuchszeiten eine Dauercanüle, welche die Verengung der Fistelöffnung verhinderte. Während des Versuches setzte man in die Trachea eine Tamponcanüle ein. Durch Aufblasen des Tampons konnte man diesen so fest an die Tracheawände anlegen, dass die gesammte Ex- und Inspirationsluft nur durch die Canüleöffnung strömte. Die beiden Schenkel eines an die Canüle anschliessenden T-förmigen Kautschukschlauches waren mit zwei Ventilen verbunden, deren jedes die Bewegung der Luft nur nach einer Seite gestattete. Das Inspirationsventil communicirte durch eine Rohrleitung mit der Atmosphäre (und zwar mit Luft von der Strasse), das Exspirationsventil mit einem Elster'schen Gasmesser, mit welchem die öfters

beschriebene Vorrichtung zur proportionalen Probenahme aus dem Luftstrome verbunden war. Die Durchschnittsprobe der Exspirationsluft wurde in dem Analysenapparat gesammelt und sofort analysirt. Die ganze Methodik ist sehr ausführlich von Magnus Levy beschrieben.

Bei den Arbeitsversuchen wurden die Ventile und der T-förmige Schlauch möglichst fest an den Hund mit Hülfe eines speciellen Geschirres, das aus breiten Gurten bestand, gebunden, so dass beim Bewegen des Thieres in der Tretbahn die Canüle in der Luftröhre gar nicht bewegt wurde und deren Wände nicht zerrte.

An jedem Hund wurde zuerst der O-Verbrauch bei Ruhe bestimmt. Der Hund (18 Stunden nüchtern) lag eine oder anderthalb Stunde in einem bequemen Holzkasten auf Strohunterlage (mit Tuch bedeckt) und atmete in den Gasmesser. Die einzelne Probenahme der Exspirationsluft dauerte von 6 bis 25 Minuten. Wenn der Hund ganz ruhig liegt und dieselbe Nahrung bekommt, so stimmen die Zahlen des Sauerstoffverbrauches gut überein. Zwischen die Arbeitsversuche habe ich auch noch Ruheversuche eingeschoben, um zu controlliren, ob der Ruhesauerstoffverbrauch bei dem Hunde derselbe geblieben ist.

Die Arbeitsversuche wurden immer in zwei Serien ausgeführt. In einer lief der Hund auf dem Tretwerk, dessen beweglicher Boden fast horizontal stand (4 %o Steigung); in der zweiten Serie stand der Boden schräg, so dass der Hund beim Laufen eine erhebliche Steigung machte (bis 24 %o).

Die mittleren Werthe des Sauerstoffverbrauches dieser beiden Reihen konnten dann zur Feststellung des O-Verbrauches, welcher der reinen Horizontalbewegung einerseits und dem Heben des Körpers des Hundes anderseits correspondirte, benutzt werden. Dafür muss man von dem gefundenen Gaswechsel zunächst die Ruhewerthe abziehen. Nennen wir nun die Steigarbeit pro 1000 m Weg beim schwachen Steigen a und beim starken Steigen a_1, die correspondirenden Grössen des Sauerstoffverbrauches b und b_1, so kann man leicht zwei Gleichungen aufstellen, wo x den Sauerstoffverbrauch für die Horizontalbewegung um 1000 m und y den Sauerstoffverbrauch für 1 mkg Steigarbeit zeigt

$$x + a_1 y = b_1$$
$$x + ay = b.$$

Daraus bestimmt man die Werthe von x und y. Die Ausrechnung

des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureausscheidung bei Ruhe und Arbeit aus dem Volum der ausgeatmeten Luft, deren procentischem Kohlensäurezuwachs und Sauerstoffdeficit geschah so, wie es schon mehrmals von Magnus-Levy, Frentzel, Newton Heineman u. A. beschrieben wurde. Desswegen finde ich es zwecklos, die ausführliche Beschreibung dieser Ausrechnungen hier zu geben.

Der respiratorische Quotient und der Sauerstoffverbrauch konnten auch als Unterlage dienen zur Ausrechnung der durch den Stoffwechsel erzeugten Energie in Calorien nach dem Princip, welches von Zuntz und von mehreren seiner Schüler benutzt worden ist. Die Beispiele dieser Rechnung kann man bei Zuntz (10), Frentzel (11), Heineman (12), Schumburg und Zuntz (13) finden.

Aus dem so berechneten calorischen Werth der für verschiedene Arbeitsleistungen aufgewendeten Energie kann man wieder nach den obenerwähnten Gleichungen die Calorien ermitteln, die für die Componenten der Arbeit (horizontale Bewegung und Hebung des Körpers) verbraucht werden. Den Energieverbrauch kann man auch statt in Calorien in Kilogrammmetern ausdrücken, wenn man die Zahl der Calorien mit 425 multiplicirt, entsprechend dem Arbeitsäquivalent der Calorie.

Alle Versuche wurden mindestens eine Woche nach der Tracheotomie angestellt, um möglichst den Einfluss der Wundheilung und etwa damit einhergehender Störungen auszuschliessen. Eine Ausnahme wurde nur bei dem ganz kleinen Hund (Nr. 1) gemacht, denn es erschien wenig wahrscheinlich, dass es gelingen würde, bei diesem eine brauchbare Dauerfistel anzulegen. Vollends ausgeschlossen erschien auch bei der Enge der Trachea die Anwendung einer Tamponcanüle. Desshalb habe ich an diesem Hunde alle Versuche in zwei Tagen unmittelbar nach der Tracheotomie gemacht und anstatt der Tamponcanüle eine Glascanüle direct in die Trachea eingebunden.

Für einige Ausrechnungen musste ich auch die Oberfläche meiner Hunde kennen. Die habe ich aus dem Gewicht des Thieres nach der Hecker'schen (14) Formel (Oberfläche $= 12{,}322 \times \sqrt[3]{k^2}$, wo k das Gewicht des Thieres vorstellt) ausgerechnet.

Nach diesen Vorbemerkungen möchte ich sofort die gewonnenen Thatsachen und Zahlen zusammenstellen. Das ganze Material werde ich in zwei Gruppen theilen. Die erste Reihe betrifft nur die Ruhe-

werthe der Hunde, die zweite die Arbeitswerthe. In der Generaltabelle der ersten Serie werde ich noch einige Zahlen einreihen, die mir theils in liebenswürdiger Weise von Professor Loewy mitgetheilt worden sind, theils von mir aus Arbeiten von Prof. Zuntz und Dr. Magnus-Levy zusammengestellt worden sind. Ich hatte dazu ein Recht, denn alle diese Werthe sind nach derselben Methode gewonnen, mit welcher ich gearbeitet habe.

Bei den Arbeitswerthen werde ich noch das bis jetzt nicht publicirte Material von Prof. Zuntz über zwei Hunde mittheilen, für welche ich ihm meinen besten Dank hier ausdrücke.

Der Sauerstoffverbrauch und dessen calorisches Aequivalent bei Ruhe (ruhiges Liegen).

Hund Nr. 1.

Gewicht 5,04 kg. Länge von der Nase bis zum Ende des Schwanzes 74 cm, Länge des Rumpfes 52 cm, des Kopfes 16 cm, des Schwanzes 6 cm. Länge der vorderen Extremitäten 32 cm, der hinteren 33 cm. Bekam pro Tag 150 g Reisfleischgemisch. — NB. Die Nahrung meiner Hunde bestand immer aus Gemisch von Fleisch und Reis in Verhältniss von 3 : 4 Gewichtstheilen. Wenn man den Stickstoffgehalt des Fleisches als 3,2 %, den des Reises 1,2 % annimmt, die Ausnutzung des Stickstoffes des Fleisches 95 %, des Reises 85 %, so würde aus 100 g Gemisch 1,89 g N resorbirt und ausgenutzt.

Tabelle Nr. 2.

Des Versuches		Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer in Minuten	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
14. März	8	3651	5,1	855,2	3,77	4,87	0,774
14. März	7	3651	5,1	877,3	3,86	4,89	0,789
14. März	6	3651	5,1	854,4	3,10	4,40	0,705
14. März	8	3651	5,1	979,4	3,25	4,32	0,752
14. März	8	3651	5,1	849,7	3,86	4,92	0,785
15. März	10	3555	4,9	802,0	3,61	4,87	0,741
15. März	11	3555	4,9	845,5	2,91	4,26	0,683
	Mittel	3624	5,04	866,2	3,48	4,65	0,747

(Fortsetzung siehe S. 164 oben.)

Des Versuches	Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 qcm	
Datum	CO_2-Bildung ccm	O-Verbrauch ccm	CO_2-Bildung ccm	O-Verbrauch ccm	CO_2-Bildung ccm	O-Verbrauch ccm
14. März	32,24	41,65	6,32	8,17	8,83	11,41
14. März	33,86	42,90	6,64	8,41	9,28	11,75
14. März	26,49	37,60	5,19	7,37	7,25	10,30
14. März	31,83	42,31	6,24	8,30	8,72	11,59
14. März	32,80	41,81	6,43	8,20	8,98	11,45
15. März	28,95	39,06	5,91	7,97	8,14	10,99
15. März	24,60	36,02	5,02	7,35	6,93	10,13
Mittel	**30,11**	**40,19**	**5,97**	**7,97**	**8,30**	**11,09**

Hund Nr. 2.

Gewicht 7,45 kg. Bekam pro Tag 200 g des Futtergemisches. Die Länge der Beine und des Körpers nicht ausgemessen.

Tabelle Nr. 3.

Des Versuches		Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer in Minuten	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute	CO_2 Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
4. December	22	4742	7,55	1376	2,89	3,94	0,733
4. December	19	4742	7,55	1386	2,85	3,92	0,727
7. December	24	4742	7,55	1368	2,56	3,92	0,653
7. December	20	4742	7,55	1347	2,68	3,96	0,677
12. December	20	4637	7,30	1363	2,68	3,95	0,694
12. December	15	4637	7,30	1293	2,71	3,82	0,709
13. December	23	4637	7,30	1298	2,76	3,98	0,693
13. December	21	4637	7,30	1290	2,77	3,99	0,694
22. December	16	4742	7,55	1357	2,91	3,86	0,754
22. December	11	4742	7,55	1579	2,70	3,75	0,720
	Mittel	**4700**	**7,45**	**1366**	**2,75**	**3,91**	**0,705**

Des Versuches	Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 qcm	
Datum	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch
4. December	39,77	54,22	5,27	7,18	8,39	11,43
4. December	39,50	54,33	5,23	7,20	8,33	11,46
7. December	35,03	53,64	4,64	7,10	7,39	11,31
7. December	36,10	53,35	4,78	7,07	7,61	11,25
12. December	36,52	52,61	5,00	7,21	7,88	11,35
12. December	35,04	49,39	4,80	6,76	7,56	10,65
13. December	35,82	51,66	4,91	7,08	7,72	11,14
13. December	35,74	51,48	4,90	7,05	7,71	11,10
22. December	39,49	52,39	5,23	6,94	8,33	11,05
22. December	42,62	59,20	5,65	7,84	8,99	12,49
Mittel	**37,56**	**53,225**	**5,04**	**7,14**	**7,99**	**11,32**

Hund Nr. 3.

Gewicht der Hündin 9,9 kg. Bekam 300 g Futtergemisch pro Tag. Länge des Kopfes 18 cm, des Rumpfes 61 cm, des Schwanzes 27 cm, der Vorderbeine 35 cm, der Hinterbeine 38,5 cm.

Tabelle Nr. 4.

Des Versuches		Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer in Minuten	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
16. December	19	5681	9,90	1627	3,28	4,86	0,675
16. December	17	5681	9,90	1518	3,25	4,78	0,680
18. December	18	5681	9,90	1436	2,93	4,21	0,696
18. December	15	5681	9,90	1702	2,78	3,98	0,698
20. December	22	5681	9,90	1364	2,81	4,09	0,687
20. December	16	5681	9,90	1532	2,65	3,95	0,671
19. December	12	5681	9,90	1573	2,77	4,12	0,672
19. December	12	5681	9,90	1521	2,87	4,14	0,693
	Mittel	**5681**	**9,90**	**1534**	**2,92**	**4,27**	**0,684**

Des Versuches	Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 qcm	
Datum	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch
16. December	53,77	79,08	5,39	7,99	9,39	13,92
16. December	49,34	72,57	4,98	7,33	8,47	12,77
18. December	42,07	60,45	4,25	6,11	7,40	10,64
18. December	47,32	67,74	4,78	6,84	8,33	11,92
20. December	38,33	55,72	3,87	5,63	6,75	9,82
20. December	40,60	60,52	4,10	6,11	7,15	10,65
19. December	43,57	64,81	4,40	6,55	7,67	11,41
19. December	43,65	62,96	4,41	6,36	7,69	11,08
Mittel	**44,83**	**65,48**	**4,52**	**6,615**	**7,86**	**11,53**

Hund Nr. 4.

Gewicht 14,61 kg. Bekam 400 g Futtergemisch pro Tag. Länge des Kopfes 20 cm, des Rumpfes 75 cm, des Schwanzes 33 cm, der Vorderbeine 47 cm, der Hinterbeine 57 cm.

Tabelle Nr. 5.

Des Versuches		Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer in Minuten	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
11. Januar	12	7494	15,0	1892	3,18	4,88	0,652
11. Januar	13	7494	15,0	1829	3,24	4,99	0,649
14. Januar	13	7494	15,0	1866	3,05	4,48	0,681
14. Januar	11	7494	15,0	1629	3,40	5,11	0,665
15. Januar	12	7494	15,0	1588	3,33	5,14	0,648
15. Januar	12	7494	15,0	1636	3,41	5,37	0,635
7. Februar	9	7164	14,02	1491	3,88	5,60	0,693
7. Februar	8	7164	14,02	1420	3,97	5,82	0,667
8. Februar	10	7164	14,02	1610	3,61	5,15	0,701
8. Februar	10	7164	14,02	1637	3,61	5,23	0,690
	Mittel	**7362**	**14,61**	**1660**	**3,47**	**5,18**	**0,668**

Des Versuches	Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 cbm	
Datum	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch
11. Januar	60,18	92,35	4,01	6,16	8,03	12,32
11. Januar	59,27	91,28	3,95	6,08	7,91	12,18
14. Januar	56,92	83,61	3,79	5,57	7,60	11,16
14. Januar	57,76	86,81	3,85	5,79	7,71	11,58
15. Januar	52,90	81,66	3,53	5,44	7,05	10,89
15. Januar	55,78	87,84	3,72	5,86	7,43	11,75
7. Februar	57,84	83,48	4,13	5,95	8,07	11,66
7. Februar	56,36	82,62	4,02	5,90	7,87	11,53
8. Februar	58,12	82,91	4,15	5,91	8,11	11,58
8. Februar	59,09	85,61	4,21	6,11	8,25	11,95
Mittel	**57,48**	**85,82**	**3,94**	**5,88**	**7,80**	**11,66**

Hund Nr. 5.

Die Versuche wurden von Herrn Prof. Zuntz im Jahre 1893 angestellt. Gewicht 20,86 kg. Alle Versuche hungernd.

Tabelle Nr. 6.

Des Versuches		Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer in Minuten	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
13. October	16½	9337	20,86	3656	2,82	3,825	0,737
13. October	19	9337	20,86	3121	2,915	4,17	0,700
13. October	17	9337	20,86	3453	2,74	3,865	0,709
	Mittel	**9337**	**20,86**	**3410**	**2,825**	**3,94**	**0,715**

(Fortsetzung siehe S. 167 oben.)

Des Versuches	Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 qcm	
Datum	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch
13. October	95,2	129,2	4,56	6,19	10,20	13,83
13. October	84,0	120,2	4,03	5,76	9,00	12,87
13. October	87,2	123,0	4,18	5,90	9,34	13,17
Mittel	88,8	124,1	4,26	5,95	9,51	13,29

Hund Nr. 6.

Die Versuche wurden von Herrn Prof. Zuntz im Herbst 1893 angestellt. Am 25. Septbr. war das Thier beim Versuch seit 24 Stunden nüchtern; am 14. Okt. hatte es vor 5½ Stunden 42 g Reis, 17 g Fleischmehl, 7 g Schmalz und 150 g Rohrzucker verzehrt, dann 2 Stunden durch Bergaufsteigen stark gearbeitet. Die erhebliche Steigerung des Gaswechsels am 14. Oktober kann nur zum kleinsten Theile auf Verdauungsarbeit beruhen; im Wesentlichen dürfte sie vielmehr durch die kräftigere Entwicklung der Muskulatur des Thieres bedingt sein. Der Hund hatte vor dem 20. Septbr. viele Monate lang keine Muskelübung gehabt; vom 25. Septbr. ab leistete er täglich erhebliche Arbeit, indem er auf der Tretbahn etwa 6,3 km Wegs unter Ersteigung einer Höhe von 890 m zurücklegte. Die regelmässige Muskelarbeit hat den Ruhestoffwechsel des Thieres bei einer Nahrung, welche täglich 14,1 g N lieferte, noch etwas höher gesteigert als die von Magnus-Levy früher demselben Hunde gefütterte Nahrung mit 59,3 g N. Ich gebe zum Vergleich die Mittelwerthe Magnus-Levy's bei dieser eiweissreichsten Kost im Januar und Februar 1892 und bei knapper eiweissarmer Kost im März 1893 etwa ½ Jahr vor den hier besprochenen Versuchen. An demselben Thiere hatte Magnus-Levy in den Jahren 1891—1893 jene zahlreichen Nüchternversuche in verschiedenen Ernährungszuständen ausgeführt, welche uns lehrten, dass neben der Körperoberfläche auch der Ernährungszustand die Grösse des Nüchternverbrauches bestimmt.

Tabelle Nr. 7.

Des Versuches		Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer in Minuten	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
25. Sept. 1893	25	11457	28,35	3770	2,98	4,24	0,703
25. Sept. 1893	24	11457	28,35	4000	2,85	4,11	0,693
Mittel		11457	28,35	3885	2,91	4,18	0,698
14. Octbr. 1893	13½	11254	27,60	4063	4,05	4,74	0,855
14. Octbr. 1893	13	11254	27,60	4431	4,03	4,58	0,880
Mittel		11254	27,60	4247	4,04	4,66	0,867
Mittel d. 4 Ruheversuche							0,782
März 1893 Mittel (7)		11732	29,38	—	—	—	0,780
Januar und Februar 1892 Mittel (7)		11073	27,18	—	—	—	0,748

(Fortsetzung siehe S. 168 oben.)

Des Versuches	Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 qcm	
Datum	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch
25. Septbr. 1893	112,3	159,8	3,96	5,64	9,80	13,95
25. Septbr. 1893	114,0	164,5	4,02	5,80	9,95	14,36
Mittel	**113,1**	**162,1**	**3,98**	**5,72**	**9,87**	**14,15**
14. October 1893	148,4	173,6	5,37	6,29	13,18	15,42
14. October 1893	164,8	187,2	5,97	6,78	14,64	16,62
Mittel	**156,6**	**180,4**	**5,67**	**6,53**	**13,91**	**16,02**
Mittel der 4 Ruheversuche	—	—	**4,82**	**6,12**	—	—
März 1893 Mittel (7)	**112,5**	**144,2**	**3,83**	**4,91**	**9,59**	**12,29**
Januar u. Februar 1892 Mittel (7)	**139,3**	**185,5**	**5,17**	**6,89**	**12,58**	**16,75**

Hund Nr. 7.

Gewicht 36,9 kg. Länge des Kopfes 26 cm, des Rumpfes 82 cm, des Schwanzes 42 cm, der Vorderbeine 68,5 cm, der Hinterbeine 79,5 cm. Bekam 700 g Futtergemisch pro Tag.

Tabelle Nr. 8.

Des Versuches		Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer in Minuten	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
19. Februar	10	13731	37,2	4171	4,01	5,60	0,723
19. Februar	10	13731	37,2	4042	3,68	5,14	0,716
19. Februar	8	13731	37,2	4159	3,92	5,54	0,708
21. Februar	10	13731	37,2	4177	4,03	5,53	0,729
21. Februar	10	13731	37,2	4382	3,68	5,08	0,724
21. Februar	8	13731	37,2	4624	3,90	5,15	0,757
22. Februar	7	13731	37,2	4321	3,41	4,64	0,735
24. März	10	13434	36,0	4031	3,41	4,53	0,753
24. März	10	13434	36,0	4315	3,68	4,97	0,740
	Mittel	**13665**	**36,93**	**4247**	**3,75**	**5,18**	**0,732**

Des Versuches	Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 qcm	
Datum	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch
19. Februar	167,26	233,58	4,50	6,28	12,18	17,02
19. Februar	177,70	248,20	4,78	6,67	12,94	18,08
19. Februar	163,03	230,41	4,38	6,19	11,87	16,78
21. Februar	168,34	231,00	4,52	6,21	12,26	16,82
21. Februar	161,25	222,60	4,33	5,98	11,74	16,21
21. Februar	166,31	219,62	4,47	5,90	12,11	16,00
22. Februar	147,34	200,50	3,87	5,39	10,73	14,60
24. März	137,46	182,61	3,82	5,07	10,23	13,59
24. März	158,79	214,45	4,41	5,96	11,82	15,96
Mittel	**160,83**	**220,33**	**4,34**	**5,96**	**11,76**	**16,12**

Wenn wir alle mittleren Zahlen der einzelnen Versuche mit den nach gleicher Methode gewonnenen Werthen anderer Autoren zusammenstellen, so bekommen wir die auf der Seite 170 befindliche Tabelle Nr. 9.

Bei Vergleichung aller Ruheversuche sieht man erstens, dass bei grösseren Thieren der Sauerstoffverbrauch pro Kilogramm Gewicht niedriger ist, als bei kleineren. So verbraucht z. B. Hund Nr. 1, der 5,04 kg wiegt, 7,97 ccm O pro Kilogramm und Minute und der 36,93 kg schwere Hund bloss 5,91 ccm O. Es gibt aber auch individuelle Schwankungen, so dass der Sauerstoffverbrauch pro Kilogramm bei einzelnen grösseren Thieren höher ist, als bei kleineren.

Per Einheit der Oberfläche berechnet bleibt der Sauerstoffverbrauch bei Thieren verschiedener Grösse ziemlich constant, obgleich auch hier individuelle Schwankungen Platz haben. Bei 9 Hunden von 13 bleibt der Sauerstoffverbrauch zwischen 11,09 ccm und 12,89 ccm pro Minute und 1000 qcm Oberfläche. Bei den vier übrigen Thieren steigt der Sauerstoffverbrauch bis 13,29, 14,15, 16,12 und 16,35 ccm. Worin die Ursache dieses Mehrverbrauches liegt, ist natürlich sehr schwer zu entscheiden. Sie kann aber von verschiedenen Ursachen abhängen. Z. B. kann man sich fragen, ob die Körperoberfläche des Hundes immer der Hecker'schen Formel entspricht und ob nicht die Körpergestalt, die bei Hunden gerade so verschieden ist, eine Vergrösserung der Oberfläche über die nach der Formel berechnete Zahl bedingt. Es kann auch die Art der Ernährung, die Uebung der Muskeln, das Lebensalter und vielleicht noch andere Momente die Erhöhung des Umsatzes bedingen, wie schon auf Seite 159 ausgeführt ist.

Bei dem Hunde Nr. 7 habe ich bemerkt, dass er überhaupt viel strammer lag, als die anderen kleineren Thiere. Nur nach grösseren Märschen in der Tretbahn, wenn der Hund ermüdet war, lag er ganz schlapp auf der Seite, und da sanken die Werthe für Sauerstoffverbrauch pro Minute und 1000 qcm Oberfläche bis 13,59 ccm, 14,66 ccm und 15,96 ccm. Grosse individuelle Unterschiede in Sauerstoffverbrauch scheinen überhaupt sehr häufig zu sein. Wenn wir die Zahlen von Richet durchsehen (Tabelle Nr. 10), so finden wir auch bedeutende Schwankungen. Z. B. in Gruppe Nr. 1 (Tabelle 10) sehen wir den Sauerstoffverbrauch pro Kilogramm und Minute zwischen 8,53 ccm und 13,85 ccm, in Nr. 2 zwischen 9,69 ccm und 19,93 ccm schwanken u. s. w. (Fortsetzung S. 172 oben.)

General-Tabelle der Ruheversuche.

Tabelle Nr. 9.

Anzahl der Versuche	Des Hundes		Der ausgeathmeten Luft				Per Minute		Per Minute und kg		Per Min. u. 1000 qcm		Autor
	Oberfläche	Gewicht	Volum per Minute	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	CO_2-Bildung	O-Verbrauch	
7	3624	5,04	866,2	3,48	4,65	0,747	30,11	40,19	5,97	7,97	8,30	11,09	Slowtzoff
10	4700	7,45	1366	2,75	3,91	0,705	37,56	53,22	5,04	7,14	7,99	11,32	Slowtzoff
8	5681	9,90	1534	2,92	4,27	0,684	44,83	65,48	4,52	6,61	7,86	11,53	Slowtzoff
10	7362	14,61	1660	3,47	5,18	0,668	57,43	85,82	3,94	5,88	7,80	11,66	Slowtzoff
4	7772	15,83	—	—	—	0,692	—	97,90	4,33	6,26	8,72	12,60	A. Loewy[1])
3	9337	20,86	3409	2,60	3,64	0,715	82,8	124,10	4,26	5,95	9,51	13,29	N. Zuntz
5	9899	23,08	—	—	—	0,707	—	161,60	4,95	7,00	11,54	16,35	A. Loewy[1])
3	10246	24,61	—	—	—	0,689	—	125,60	3,52	5,10	8,45	12,26	A. Loewy[1])
7	11251	27,59	—	—	—	0,720	—	145,05	3,78	5,26	9,28	12,89	A. Loewy
2	11457	28,35	3885	2,91	4,18	0,698	113,1	162,1	3,98	5,72	9,87	14,15	N. Zuntz
7	11732	29,38	—	—	—	0,780	112,5	144,2	3,83	4,91	9,59	12,29	M. Levy
9	13665	36,93	4247	3,75	5,13	0,732	160,83	220,33	4,34	5,96	11,76	16,12	Slowtzoff
4	14147	38,90	—	—	—	0,697	—	169,0	3,03	4,35	8,33	11,95	A. Loewy[2])

1) Aus Engelmann's Arch. 1890.
2) Aus Protocollbüchern des Herrn Prof. Loewy (nicht publiciert).

Tabelle Nr. 10.

Der Gasstoffwechsel bei Hunden verschiedener Grösse. Die Tabelle ist aus Richet's Arbeit genommen, aber ein wenig umgerechnet. Die Zahlen für Gewicht der CO_2 pro Stunde sind durch Volumen der CO_2 pro Minute ersetzt. Aus der CO_2 und R.-Q., die bei Richet angegeben sind, ist auch der O-Verbrauch pro Minute berechnet.

Nummer der Gruppe	Nummer des Hundes	Gewicht des Hundes	Ventilation in Liter pro kg u. Stunden	CO_2-Bildung pro kg und Minute	R.-Q.	O-Verbrauch pro kg und Minute	CO_2-Bildung pro kg und Min. (Mittel)	R.-Q. Mittel	O-Verbrauch pro kg und Min. (Mittel)
I.	1	28	20,8	7,68	0,90	8,53	8,55	0,78	11,605
	2	26	20,8	9,43	0,70	13,47			
	3	21	20,8	7,40	0,70	10,57			
	4	20	21,3	9,70	0,72	13,85			
II.	5	14	28,1	11,33	0,72	15,72	10,08	0,69	14,22
	6	13	22,5	14,35	0,72	19,93			
	7	13	22,5	7,75	0,72	10,07			
	8	13	10,8	6,97	0,64	9,69			
	9	13	30,0	10,01	0,64	15,62			
III.	10	12	25,5	8,33	0,72	11,57	11,33	0,73	15,58
	11	12	29,0	10,91	0,63	17,32			
	12	12	30,0	12,60	0,83	15,18			
	13	11,5	14,7	13,68	0,73	18,73			
	14	11	30,1	9,71	0,73	13,30			
	15	11	24,2	8,33	0,73	11,41			
	16	11	33,4	15,75	0,73	21,57			
IV.	17	10	33,4	12,00	0,73	16,44	13,52	0,72	18,78
	18	9,5	22,4	14,60	0,83	17,59			
	19	8,0	22,4	10,96	0,62	17,51			
	20	8,0	22,4	16,51	0,70	23,58			
V.	21	7	22,4	11,10	0,80	13,88	13,54	0,78	17,44
	22	6	57,0	10,50	0,77	13,64			
	23	6,4	54,1	19,01	0,77	24,79			
VI.	24	5,6	54,1	13,51	0,77	17,57	14,16	0,74	18,98
	25	4,7	54,1	15,00	0,76	19,74			
	26	4,7	54,1	13,96	0,71	19,66			
VII.	27	3,8	54,1	10,63	0,82	12,96	16,15	0,78	20,65
	28	3,5	54,1	11,19	0,72	15,54			
	29	2,8	54,1	22,73	0,84	27,06			
	30	2,8	54,1	21,61	0,80	27,01			
	31	2,8	54,1	17,75	0,77	23,05			
	32	2,8	54,1	12,96	0,71	18,25			
VIII.	33	2,8	54,1	8,40	0,70	12,0	16,42	0,74	25,61
	34	2,5	54,1	13,20	0,70	18,86			
	35	2,5	54,1	18,00	0,69	26,09			
	36	2,2	54,1	21,90	0,84	26,07			
	37	2,2	54,1	22,60	0,72	31,40			
	38	2,2	54,1	30,03	0,76	39,5			

Nur die mittleren Zahlen verschiedener Gruppen geben bei Richet die übereinstimmenden Zahlen.

Die Vergleichung unserer Werthe mit denen von Richet und anderer Autoren, die in der Arbeit von Richet citirt sind, zeigt, dass wir für Ruhe überhaupt viel kleinere Werthe bekommen. Dies kommt offenbar daher, dass die anderen Autoren auch Versuche, in welchen die Thiere nicht absolut ruhig waren, benutzten. Wir waren in der Lage, jede Muskelthätigkeit der Thiere, die sofort zu einer Zunahme der Athmung führt, zu erkennen und haben derartige Versuche stets abgebrochen.

Ich glaube deswegen, dass das Oberflächengesetz unverkennbar ein wichtiges, den Stoffwechsel bestimmendes Moment zum Ausdruck bringt, dass es aber keineswegs allein maassgebend für den Stoffverbrauch der ruhenden Thiere ist.

Tabelle Nr. 11.

Der Gasstoffwechsel bei Hunden verschiedener Grösse. Mittlere Zahlen auf Einheit des Gewichtes und der Oberfläche ausgerechnet (aus Richet's Arbeit). Richet benutzt zur Berechnung der Oberfläche aus dem Gewicht die Constante 11,2, während ich mit der von Hecker durch Ausmessung des Hundes VI gefundenen Zahl 12,32 meine Versuche berechnet habe. Richet erhält daher für die Oberfläche eine um fast 10% kleinere, für den Gaswechsel pro 1000 qcm eine um eben so viel grössere Zahl. Ich habe in Tabelle 11 Richet's Zahlen unverändert übernommen. —

Zahl der Versuche	Gewicht	Oberfläche	CO_2-Abgabe pro kg und Minute	O-Verbrauch pro kg und Minute	CO_2-Abgabe pro 1000 qcm u. Minute	O-Verbrauch pro 1000 qcm und Minute
4	24,0	9296	8,55	11,61	22,09	28,20
5	13,5	6272	10,08	14,22	21,66	31,39
7	11,5	5656	11,33	15,58	23,41	32,07
4	9,0	4816	13,52	16,28	23,41	33,90
3	6,5	3920	13,54	17,44	22,41	29,00
3	5,0	3282	15,82	18,98	21,41	28,93
6	3,1	2341	16,15	20,65	22,59	29,09
5	2,3	1926	16,42	25,61	22,50	30,40

Das Volumen der per Minute ausgeathmeten Luft verändert sich mit der Grösse des Thieres. Dem kräftigeren Umsatz entsprechend ist die Ventilation der Lunge pro Kilogramm berechnet, bei kleinen Hunden grösser als bei grossen. Die Beziehungen zwischen dem Volum der exspirirten Luft, Gewicht und Oberfläche des Thieres habe ich in Tabelle Nr. 12 zusammengestellt (s. S. 173).

Tabelle Nr. 12.

Gewicht des Thieres	Oberfläche des Thieres	Volum der pro Minute ausgeathmeten Luft	Volum der Luft pro kg Gewicht	Volum der Luft pro 1000 qcm
5,04	3624	866	171,9	239,0
7,45	4700	1366	183,3	290,6
9,90	5681	1534	154,9	270,0
14,61	7362	1660	143,1	225,5
20,86	9337	3409	163,1	356,8
28,35	11457	3885	137,0	339,1
36,93	13665	4297	116,3	314,4

Die Schwankungen des auf die Oberflächeneinheit bezogenen Athemvolum sind etwa eben so gross, wie die des Sauerstoffverbrauches.

Die Zusammensetzung der exspirirten Luft schwankt nur in mässigen Grenzen, die zwischen 3,75 und 2,60 % CO_2 und zwischen 5,18 % und 3,90 % für Sauerstoffdeficit liegen. Diese Unterschiede haben keine Beziehung zur Körpergrösse.

Die Grösse der Kohlensäurebildung, des Sauerstoffverbrauches und des respiratorischen Quotienten gestatten uns, die Wärme, die bei diesem Gaswechsel von dem Thiere gebildet wird, auszurechnen. Dafür muss man noch die Menge des im Körper umgesetzten Eiweisses kennen, welche bei gleichmässiger Ernährung ausgewachsener Thiere annähernd mit der aus der Nahrung resorbirten Menge übereinstimmt. Diese Ausrechnung wird folgendermaassen vorgenommen. Der Hund Nr. 1 bekam pro Tag 150 g Futtergemisch. Aus 100 g dieser Nahrung (s. Seite 163) wird 1,89 g Stickstoff resorbirt und ausgeschieden. Aus 150 g 2,835 g N, pro Minute $\frac{2,835}{1440} = 0,001968$ g.

Nach der letzten Arbeit von Frentzel und Schreuer (15) entspricht

1 g N	5541 ccm O	4515 ccm CO_2	26,06 Cal.
1 g N	5586 ccm O	4522 ccm CO_2	24,86 Cal.
Mittel	5563 ccm O	4518 ccm CO_2	25,46 Cal.

Auf 1 mg N entfällt also bei der Umsetzung im Thierkörper 5,563 ccm O, 4,518 ccm CO_2 und 25,46 cal. Per Minute scheidet der Hund 30,11 ccm CO_2 aus und verbraucht 40,19 ccm O; davon werden (4,518 ccm × 1,968) = 8,89 ccm CO_2 und 10,95 ccm O (5,563 ccm × 1,968) für Oxydation des Eiweisses benutzt. Der

Rest 22,22 ccm CO_2 und 29,24 ccm O wird für die Oxydation des Fettes und der Kohlehydrate verbraucht. Bei reiner Fettverbrennung ist der respiratorische Quotient = 0,707, wobei 1 ccm O 4,686 cal. correspondirt. Bei reiner Kohlehydratverbrennung ist der R.-Q. = 1,00 und 1 ccm correspondirt 5,047 cal.

Auf jeden Zuwachs des R.-Q. um 0,001 wächst der Calorienwerth von 1 ccm um 0,00123 cal.

In unserem Falle ist der R.-Q. 22,22 : 29,24 = 0,760. Der calorische Aequivalent von 1 ccm O beträgt also 4,686 + 0,00123 (760 — 707) = 4,751 cal.[1]).

Für 29,24 ccm O wird das calorische Aequivalent = 138,92 cal. Wenn man hierzu das calorische Aequivalent des resorbierten N mit 50,12 cal. addirt, so bekommt man das calorische Aequivalent des gesammten Stoffverbrauches pro Minute = 138,92 cal. + 50,12 cal. = 189,04 cal.

Bei einigen Ausrechnungen lag der R.-Q. des für stickstofffreie Substanzen bleibenden Restes CO_2 und O unter 0,707. Wir haben dann den Calorienwerth jedes Kubikcentimeters O für 0,001 des R.-Q. um 0,00123 cal. unter den der Fettverbrennung entsprechenden Werth erniedrigt.

Alle gewonnenen Zahlen kann man in folgender Tabelle zusammenstellen.

Tabelle Nr. 13.

Des Hundes			Wärmeproduction in Calorien		
Nummer	Gewicht	Oberfläche	Pro Minute	Pro Minute und kg Gewicht	Pro Minute u. 1000 qcm Oberfläche
1	5,04	3624	189,04	37,51	52,16
2	7,45	4700	245,74	32,99	52,28
3	9,90	5681	299,36	30,24	52,69
4	14,61	7362	391,12	26,77	53,13
7	36,93	13665	997,80	27,02	71,36

Die Calorienzahlen zeigen dasselbe, was der Sauerstoffverbrauch lehrt, das heisst, dass **das Oberflächengesetz individuellen Schwankungen unterliegt, obgleich es im Allgemeinen zutreffend ist.**

1) Eine Hülfstabelle zur Berechnung der Calorien aus dem Gaswechsel findet sich in dem sub 13 citirten Buche von Schumburg und Zuntz am Schlusse S. 361.

Der Sauerstoffverbrauch bei Arbeit.

A. Horizontallaufen.

Hund Nr. 1.

Kleine Steigung 4,29 %. Gewicht des Geschirres mit Ventilen 0,46 kg. Gewicht des Hundes 5,05 kg.

Tabelle Nr. 14.

Des Versuches		Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer		Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Verbrauch %	R.-Q.
14. März	5	5,1	2784	4,39	6,17	0,711
14. März	6	5,1	2579	4,34	6,02	0,721
14. März	5	5,1	2810	3,96	5,63	0,703
14. März	5	5,1	2809,6	3,96	5,63	0,703
14. März	5	5,1	2695,6	3,86	5,17	0,747
14. März	5	5,1	2675,4	3,84	5,18	0,741
15. März	5	4,9	3080,0	3,53	5,47	0,645
15. März	5	4,9	2811,0	3,81	5,46	0,698
	Mittel	**5,05**	**2781**	**3,96**	**5,59**	**0,709**

Des Versuches Datum	Kraftleistung				Per Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeiten-des Gewicht	Steigarbeit	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	
14. März	35,20	1,51	5,56	8,46	122,23	171,80	878,14
14. März	35,20	1,51	5,56	8,46	111,93	155,26	793,24
14. März	33,38	1,44	5,56	7,96	111,29	158,22	852,63
14. März	33,38	1,44	5,56	7,96	111,26	158,17	852,42
14. März	30,34	1,30	5,56	7,24	104,06	139,37	845,54
14. März	30,34	1,30	5,56	7,24	102,73	138,59	821,49
15. März	37,42	1,61	5,36	8,62	108,74	168,50	840,11
15. März	34,01	1,49	5,36	8,00	107,09	153,47	822,60
Mittel	**33,66**	**1,45**	**5,51**	**7,99**	**109,92**	**155,42**	**838,27**

Hund Nr. 2.

Kleine Steigung 4,29 %. Gewicht des Hundes 7,37 kg, des Geschirres und der Ventile 0,5 kg.

Tabelle Nr. 15.

Des Versuches Datum	Des Versuches Dauer	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	CO$_2$-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
8. Januar	8	7,37	4014	2,96	4,26	0,695
8. Januar	10	7,37	3811	3,48	4,58	0,760
9. Januar	11	7,37	4500	2,19	3,38	0,648
9. Januar	10	7,37	4639	2,34	3,26	0,718
9. Januar	11	7,37	4105	2,34	3,29	0,711
9. Januar	11	7,37	4796	2,28	3,20	0,712
10. Januar	10	7,37	3778	2,68	4,00	0,670
10. Januar	12	7,37	3725	2,61	4,04	0,646
11. Januar	12	7,37	3487	2,65	3,83	0,692
11. Jauuar	15	7,37	3411	2,64	3,84	0,687
	Mittel	7,37	4027	2,62	3,77	0,694

Des Versuches Datum	Kraftleistung: Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeiten-des Gewicht	Steigarbeit pro Minute	Pro Minute: CO$_2$-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
8. Januar	26,07	1,12	7,87	8,80	118,80	170,97	833,30
8. Januar	28,30	1,24	7,87	9,78	132,61	174,53	786,30
9. Januar	23,60	1,01	7,87	7,97	98,55	152,10	838,06
9. Januar	23,60	1,01	7,87	7,97	108,56	151,24	814,40
9. Januar	23,90	1,02	7,87	8,05	96,06	135,06	717,94
9. Januar	23,90	1,02	7,87	8,05	109,35	153,47	815,80
10. Januar	24,91	1,07	7,87	8,41	101,26	151,14	771,01
10. Januar	24,91	1,07	7,87	8,41	97,23	150,50	767,70
11. Januar	21,61	0,93	7,87	7,29	92,40	133,55	785,40
11. Januar	21,61	0,93	7,87	7,29	90,05	130,98	770,28
Mittel	24,24	1,04	7,87	8,20	104,49	150,85	790,02

Tabelle Nr. 16 (Hund Nr. 3).

Des Versuches Datum	Des Versuches Dauer	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	CO$_2$-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
15. Januar	8	10,9	4163	3,10	4,67	0,664
15. Januar	8	10,9	4229	3,31	4,89	0,677
15. Januar	8	10,9	5508	2,88	4,17	0,690
15. Januar	8	10,9	5085	2,84	4,42	0,644
16. Januar	8	11,0	4920	3,28	4,35	0,754
16. Januar	8	11,0	4995	3,31	4,26	0,777
16. Januar	8	11,0	4898	3,13	4,11	0,762
16. Januar	8	11,0	4668	3,13	4,31	0,726
17. Januar	8	11,2	3917	3,31	4,77	0,694
17. Januar	8	11,2	3867	3,31	4,65	0,712
18. Januar	8	11,2	3986	3,10	4,28	0,724
18. Januar	8	11,2	3877	2,94	4,33	0,679
	Mittel	11,08	4509	3,14	4,48	0,709

(Fortsetzung von Tabelle 16 auf S. 177.)

Fortsetzung von Tabelle 16.

Des Versuches Datum	Kraftleistung: Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Minute	Pro Minute: CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
15. Januar	26,82	1,15	11,4	13,12	129,05	194,40	635,84
15. Januar	26,82	1,15	11,4	13,12	139,98	206,80	676,55
15. Januar	29,51	1,27	11,4	14,43	158,64	229,71	698,66
15. Jannar	29,51	1,27	11,4	14,43	144,42	224,75	668,51
16. Januar	27,94	1,20	11,5	13,78	161,36	214,01	666,09
16. Januar	27,94	1,20	11,5	13,78	165,34	212,80	662,31
16. Januar	27,94	1,20	11,5	13,78	153,31	201,33	626,62
16. Januar	27,94	1,20	11,5	13,78	146,10	201,19	626,17
17. Januar	25,02	1,07	11,7	12,56	129,66	186,86	638,39
17. Januar	25,02	1,07	11,7	12,56	128,00	179,82	614,34
18. Januar	24,02	1,03	11,7	12,05	123,57	170,61	607,16
18. Januar	24,02	1,03	11,7	12,05	113,99	167,88	611,36
Mittel	**26,88**	**1,15**	**11,58**	**13,25**	**141,12**	**199,18**	**644,33**

Hund Nr. 3. (Hierzu vorstehende Tabelle Nr. 16.)

Steigung 4,29%. Gewicht des Hundes 11,03 kg. Der Unterschied im Gewicht zwischen Ruhe und Arbeitsversuchen hängt davon ab, dass das Thier sich tragend erwies und allmählich an Gewicht zunahm. Das Gewicht der Ventile und des Geschirres betrug 0,5 kg.

Hund Nr. 4.

Kleine Steigung 4,29%. Gewicht des Hundes 14,02 kg, des Geschirres und der Ventile 0,5 kg.

Tabelle Nr. 17.

Des Versuches: Datum	Dauer	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Verbrauch %	R.-Q.
4. Februar	7	14,02	4744	3,36	5,11	0,657
4. Februar	7	14,02	4528	3,51	5,14	0,683
4. Februar	7	14,02	4308	3,60	5,08	0,707
4. Februar	7	14,02	5113	3,47	4,70	0,738
5. Februar	7	14,02	4944	3,52	4,67	0,754
5. Februar	7	14,02	4958	3,66	4,94	0,741
6. März	7	14,02	4635	3,44	4,64	0,741
6. März	7	14,02	4676	3,58	4,80	0,745
6. März	7	14,02	4702	3,50	4,68	0,748
6. März	7	14,02	4630	3,58	4,19	0,854
	Mittel	**14,02**	**4724**	**3,52**	**4,795**	**0,737**

Des Versuches Datum	Kraftleistung: Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Min.	Pro Minute: CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
4. Februar	29,31	1,26	14,52	18,26	159,39	232,92	547,27
4. Februar	29,31	1,26	14,52	18,26	158,92	232,71	546,79
4. Februar	25,41	1,09	14,52	15,83	155,10	218,84	608,44
4. Februar	25,41	1,09	14,52	15,83	177,43	240,33	636,59
5. Februar	27,87	1,20	14,52	18,14	174,02	230,87	572,10
5. Februar	27,87	1,20	14,52	18,14	181,44	244,90	605,74
6. März	24,22	1,04	14,52	15,08	159,46	215,07	597,70
6. März	24,22	1,04	14,52	15,08	167,38	224,44	638,07
6. März	24,22	1,04	14,52	15,08	164,57	220,07	611,58
6. März	24,22	1,04	14,52	15,08	165,75	193,97	551,66
Mittel	**26,22**	**1,13**	**14,52**	**16,48**	**166,35**	**225,41**	**591,59**

Hund Nr. 5.

Kleine Steigung 0,03%. Gewicht des Hundes 23,65 kg, des Geschirres und der Ventile 0,95 kg. Die Versuche wurden im Jahre 1893 von Herrn Prof. Zuntz mit Dr. W. Loeb angestellt.

Tabelle Nr. 18.

Des Versuches: Datum	Dauer	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Verbrauch %	R.-Q.
10. November	23	24,07	10448	3,575	4,53	0,789
10. November	19	24,07	12847	2,965	3,975	0,746
11. November	22	23,41	10250	3,685	4,74	0,777
11. November	20	23,41	11845	3,075	4,09	0,752
11. November	21	23,41	11790	3,085	4,17	0,740
Mittel		**23,67**	**11436**	**3,28**	**4,30**	**0,761**

Des Versuches Datum	Kraftleistung: Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Minute	Pro Minute: CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
10. November	58,33	0,02	25,03	0,50	364,9	462,8	317,0
10. November	58,07	0,02	25,03	0,50	371,0	497,4	342,2
11. November	58,56	0,02	24,35	0,49	373,7	480,6	336,7
11. November	59,47	0,02	24,28	0,48	359,6	478,4	331,3
11. November	58,70	0,02	24,21	0,48	358,1	484,2	340,7
Mittel	**58,63**	**0,02**	**24,58**	**0,49**	**365,46**	**480,68**	**333,58**

Hund Nr. 6.

Kleine Steigung 0,16 %. Gewicht des Hundes 29,27 kg. Die Versuche wurden im Jahre 1893 von Herrn Prof. Zuntz angestellt.

Tabelle Nr. 19.

Des Versuches		Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer		Volum pro Minute Liter	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
21. October	34	29,11	14,79	3,73	5,03	0,741
21. October	23½	29,11	22,14	2,285	3,32	0,688
21. October	29	29,11	15,83	3,005	4,12	0,730
23. October	12	29,60	14,37	3,825	4,955	0,772
23. October	15	29,60	22,19	2,77	3,65	0,759
23. October	16½	29,60	13,79	3,55	4,925	0,721
	Mittel	29,35	17,185	3,19	4,33	0,735

Des Versuches Datum	Kraftleistung				Pro Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Minute	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	
21. October	57,46	0,09	29,95	2,77	521,3	703,0	408,50
21. October	57,65	0,09	29,95	2,76	467,3	679,0	393,26
21. October	58,64	0,09	29,95	2,77	439,6	602,2	342,88
23. October	55,27	0,09	30,25	2,72	515,7	668,0	399,54
23. October	58,56	0,09	30,25	2,83	575,7	758,6	428,23
23. October	56,89	0,09	30,25	2,75	460,8	639,3	371,50
Mittel	57,42	0,09	30,10	2,76	496,7	675,0	390,65

Hund Nr. 7.

Kleine Steigung 4,29 %. Gewicht des Hundes 36,58 kg, der Ventile und des Geschirres 0,73 kg.

Tabelle Nr. 20.

Des Versuches		Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer		Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
20. Februar	7	37,0	17 435	3,82	4,37	0,694
20. Februar	7	37,0	17 036	4,60	4,85	0,948
20. Februar	7	37,0	13 437	4,30	5,42	0,793
20. Februar	7	37,0	14 224	4,30	5,65	0,761
21. Februar	7	36,5	12 961	4,04	5,42	0,745
21. Februar	7	36,5	12 560	4,33	5,90	0,734
24. Februar	6	36,2	11 790	4,73	4,92	0,961
24. Februar	6	36,2	9 225	4,83	5,52	0,875
25. Februar	7	36,2	13 790	3,63	4,98	0,729
25. Februar	7	36,2	11 411	4,01	5,16	0,778
	Mittel	36,58	13 387	4,26	5,22	0,802

Des Versuches Datum	Kraftleistung				Pro Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeiten des Gewicht	Steigarbeit pro Minute	O-Verbrauch ccm	CO_2-Abgabe ccm	
20. Februar	42,84	1,84	37,73	69,34	666,03	761,92	471,39
20. Februar	42,84	1,84	37,73	69,34	783,62	826,29	523,06
20. Februar	44,86	1,92	37,73	72,60	577,82	728,31	430,33
20. Februar	44,86	1,92	37,73	72,60	611,64	803,69	474,85
21. Februar	42,29	1,81	37,73	67,54	523,62	702,49	446,28
21. Februar	42,29	1,81	37,73	67,54	543,83	741,00	470,64
24. Februar	36,11	1,55	36,93	57,21	557,66	580,08	445,15
24. Februar	36,11	1,55	36,93	57,21	445,56	509,20	381,87
25. Februar	41,95	1,80	36,93	66,49	500,60	686,77	433,06
25. Februar	34,28	1,47	36,93	54,31	457,59	588,83	465,10
Mittel	40,84	1,75	37,81	65,42	566,80	692,86	454,17

Die Zusammenstellung aller mittleren Werthe dieser Versuche ergibt folgende Tabelle:

Tabelle 21. Gaswechsel bei kleiner Steigung.

Anzahl der Versuche	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
		Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
8	5,05	2 781	3,96	5,59	0,709
10	7,37	4 027	2,62	3,77	0,694
12	11,03	4 509	3,14	4,43	0,709
10	14,02	4 724	3,52	4,79	0,737
5	23,67	11 436	3,28	4,30	0,761
6	29,35	17 185	3,19	4,33	0,735
10	36,58	13 387	4,26	5,22	0,802

Gewicht des Hundes	Kraftleistung				Pro Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeiten des Gewicht	Steigarbeit pro Minute	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	
5,05	33,66	1,45	5,51	7,99	109,92	155,42	838,27
7,37	24,24	1,04	7,87	8,20	104,49	150,35	790,02
11,03	26,88	1,15	11,53	13,25	141,12	199,18	644,33
14,02	26,22	1,13	14,52	16,48	166,35	225,41	591,59
23,67	58,63	0,02	24,58	0,49	365,46	480,68	333,58
29,35	57,42	0,09	30,10	2,76	496,70	675,00	390,65
36,58	40,84	1,75	37,31	65,42	566,80	692,86	454,17

Die Unterschiede zwischen einzelnen Versuchen bei demselben Hunde sind im Allgemeinen ziemlich klein. Aus der Tabelle Nr. 21

sieht man, dass der Sauerstoffverbrauch per Kilogramm Gewicht und per Meter Weg bei derselben Steigung allmählich abnimmt mit der Grösse des Thieres. Direct vergleichbar werden aber die Zahlen erst nach Abzug der Ruhewerthe, die bei verschiedener Geschwindigkeit einen verschiedenen Antheil am Gesammtverbrauch des arbeitenden Thieres haben. Vgl. S. 187.

Bei Hund 5 und 6 sind die Werthe desshalb kleiner, weil die Bahn fast genau horizontal war, während die anderen Thiere eine Steigung von 4,29 % zu überwinden hatten.

B. Serie der Versuche mit grosser Steigung.

Hund Nr. 1.

Steigung 23,6 %. Gewicht des Hundes 5,06 kg, des Geschirres und der Ventile 0,46 kg.

Tabelle Nr. 22.

Des Versuches		Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer		Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
14. März	8	5,1	3007,4	4,96	5,54	0,896
14. März	5	5,1	2880,3	4,35	5,80	0,750
14. März	6	5,1	3481,3	4,89	5,87	0,833
15. März	5	4,9	3000,0	4,07	5,42	0,751
15. März	8	5,1	2985,4	4,28	5,61	0,763
	Mittel	**5,06**	**3070,9**	**4,51**	**5,65**	**0,799**

Des Versuches Datum	Kraftleistung				Pro Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Minute	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	
14. März	29,55	6,97	5,56	38,78	149,17	166,61	1013,9
14. März	29,55	6,97	5,56	38,78	125,29	167,05	1016,7
14. März	33,06	7,98	5,56	44,39	170,24	204,36	1086,5
15. März	28,80	6,80	5,36	36,43	122,10	162,60	1053,6
15. März	28,57	6,74	5,56	37,48	127,78	167,48	1054,4
Mittel	**29,91**	**7,09**	**5,52**	**39,17**	**138,92**	**173,62**	**1045,0**

Hund Nr. 2.

Steigung 23,6 %. Gewicht des Hundes 7,55, des Geschirres und der Ventile 0,5 kg.

Tabelle Nr. 23.

Des Versuches Datum	Dauer	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
17. December	8	7,55	8498	1,89	2,57	0,735
17. December	8	7,55	8412	1,82	2,77	0,657
20. December	9	7,55	6527	2,46	3,15	0,781
20. December	6	7,55	7870	2,00	2,67	0,749
21. December	9	7,55	5912	2,20	3,00	0,733
21. December	9	7,55	6279	1,90	2,73	0,696
23. December	9	7,55	7090	2,47	3,42	0,722
23. December	9	7,55	6836	2,49	3,43	0,726
	Mittel	7,55	7178	2,15	2,97	0,725

Des Versuches Datum	Kraftleistung: Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Minute	Pro Minute: CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
17. December	27,27	6,43	8,05	51,80	160,61	218,40	995,00
17. December	27,27	6,43	8,05	51,80	153,10	233,01	1061,50
20. December	26,08	6,16	8,05	49,55	160,57	205,60	979,20
20. December	26,08	6,16	8,05	49,55	157,41	210,13	1000,80
21. December	22,35	5,27	8,05	42,45	130,06	177,36	986,10
21. December	22,35	5,27	8,05	42,45	119,30	171,41	953,04
23. December	27,44	6,46	8,05	51,90	175,13	242,50	1098,0
23. December	27,44	6,46	8,05	51,90	170,21	234,46	1062,66
Mittel	25,78	6,08	8,05	48,92	153,30	211,61	1017,04

Hund Nr. 3.

Steigung 23,6 %. Gewicht des Thieres 10,77 kg, des Geschirres und der Ventile 0,5 kg.

Tabelle Nr. 24.

Des Versuches Datum	Dauer	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
29. December	8	10,9	6205	2,86	4,29	0,667
29. December	7	10,9	6636	3,00	4,20	0,698
3. Januar	9	10,7	6221	3,02	4,25	0,711
3. Januar	9	10,7	6244	2,86	4,05	0,706
4. Januar	6	10,7	6457	2,65	3,80	0,697
4. Januar	6	10,7	7146	2,56	3,56	0,719
	Mittel	10,77	6485	2,83	4,03	0,699

(Fortsetzung der Tab. 24 S. 183.)

Des Versuches	Kraftleistung				Pro Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
Datum	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeiten-des Gewicht	Steig-arbeit pro Minute	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	
29. December	22,51	5,31	11,4	60,56	177,45	266,18	1061,4
29. December	22,51	5,31	11,4	60,56	199,03	278,70	1086,0
3. Januar	21,41	5,05	11,2	56,51	187,86	264,37	1102,4
3. Januar	21,41	5,05	11,2	56,51	178,57	252,87	1054,4
4. Januar	21,97	5,18	11,2	58,08	171,12	245,36	997,05
4. Januar	21,97	5,18	11,2	58,08	182,95	254,41	1033,8
Mittel	**21,96**	**5,18**	**11,27**	**58,38**	**182,83**	**260,31**	**1055,9**

Hund Nr. 4.

Steigung 23,6 %. Gewicht des Thieres 14,03, des Geschirres und der Ventile 0,5 kg.

Tabelle Nr. 25.

Des Versuches		Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer		Volum pro Minute ccm	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
28. Januar	11	14,1	8203	3,27	4,57	0,715
28. Januar	9	14,1	8688	3,09	4,49	0,688
28. Januar	8	14,1	8008	3,20	4,56	0,702
30. Januar	8	14,0	8400	3,44	4,67	0,737
30. Januar	7	14,0	9317	3,62	4,85	0,746
30. Januar	7	14,0	9837	3,62	4,65	0,778
31. Januar	6	14,0	8419	3,37	4,45	0,757
31. Januar	6	14,0	8522	3,41	4,56	0,748
31. Januar	8	14,0	7915	3,42	4,80	0,712
31. Januar	7	14,0	8699	3,40	4,50	0,756
	Mittel	**14,03**	**8601**	**3,38**	**4,61**	**0,734**

Des Versuches	Kraftleistung				Pro Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
Datum	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeiten-des Gewicht	Steig-arbeit pro Minute	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	
28. Januar	30,65	7,23	14,6	105,6	268,23	374,87	837,84
28. Januar	30,65	7,23	14,6	105,6	268,46	390,09	871,77
28. Januar	30,65	7,23	14,6	105,6	256,27	365,18	816,26
30. Januar	32,72	7,72	14,5	112,0	228,95	392,28	826,86
30. Januar	37,23	8,79	14,5	127,4	337,26	447,58	803,40
30. Januar	37,23	8,79	14,5	127,4	356,10	457,41	847,30
31. Januar	32,20	7,59	14,5	110,2	283,72	374,66	802,41
31. Januar	32,20	7,59	14,5	110,2	290,57	388,57	832,24
31 Januar	32,19	7,60	14,5	110,2	270,70	379,93	813,87
31. Januar	32,19	7,60	14,5	110,2	295,76	391,45	838,54
Mittel	**32,79**	**7,74**	**14,53**	**112,44**	**285,60**	**396,20**	**829,05**

Hund Nr. 5.

Steigung 14,2%. Gewicht des Hundes 21,33, des Geschirres 0,87 bis 0,99 kg. Alle Versuche wurden von Herrn Prof. Zuntz im Jahre 1893 angestellt.

Tabelle Nr. 26.

Des Versuches		Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Dauer		Volum pro Minute Liter	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
13. October	26¼	20,6	19,81	2,85	3,89	0,732
13. October	11	20,6	23,07	2,25	3,06	0,736
13. October	13	20,6	19,55	2,67	3,95	0,677
13. October	11	20,6	23,09	2,385	3,32	0,718
13. October	10½	20,6	23,54	2,235	3,34	0,669
13. October	9¾	20,6	26,19	2,02	2,83	0,715
17. October	15½	22,2	35,59	2,095	2,56	0,818
17. October	13½	22,2	34,56	1,845	2,11	0,855
17. October	15	22,2	37,55	1,81	2,26	0,802
17. October	15	22,2	35,29	1,915	2,23	0,859
17. October	15	22,2	36,44	1,88	2,23	0,842
	Mittel	**21,33**	**28,61**	**2,18**	**2,89**	**0,766**

Des Versuches Datum	Kraftleistung				Pro Minute	
	Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Minute	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm
13. October	58,40	8,29	21,47	178,0	528,4	721,6
13. October	57,20	8,11	21,47	174,1	483,9	657,5
13. October	58,21	8,27	21,47	177,3	488,6	722,2
13. October	57,42	8,15	21,47	175,0	513,0	713,9
13. October	57,06	8,10	21,47	173,9	488,8	730,5
13. October	56,70	8,05	21,47	172,8	491,1	687,3
17. October	55,57	7,89	23,19	169,4	680,3	831,6
17. October	56,13	7,97	23,19	171,1	637,7	729,0
17. October	56,62	8,04	23,19	172,6	616,7	769,0
17. October	57,23	8,13	23,19	174,6	613,1	713,7
17. October	59,62	8,47	23,19	181,9	622,5	739,0
Mittel	**57,29**	**8,18**	**22,25**	**174,6**	**560,4**	**728,7**

Hund Nr. 6.

Steigung 14,20%. Gewicht des Thieres 28,47 kg, des Geschirres 0,75 bis 0,8 kg; dazu kommt öfter noch ein Quantum Wasser von 50—100 g, weil das Thier zur Abkühlung während der Arbeit befeuchtet werden musste.

Tabelle Nr. 27.

Der Versuche		Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft			
Datum	Anzahl		Volum pro Minute Liter	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.
29. September	2	28,80	37,21	—	—	0,866
2. October	5	27,80	44,39	—	—	0,795
4. October	5	27,84	37,01	—	—	0,792
7. October	5	27,90	39,27	—	—	0,757
9. October	5	27,55	37,57	—	—	0,792
12. October	4	27,00	29,95	—	—	0,833
14. October	6	27,66	31,00	—	—	0,882
16. October	6	28,70	43,87	—	—	0,826
18. October	5	28,90	28,66	—	—	0,762
20. October	6	28,75	34,51	—	—	0,764
26. October	4	27,77	28,50	—	—	0,741
30. October	4	28,45	22,90	—	—	0,862
1. November	4	28,93	23,52	—	—	0,798
Mittel (61 Versuche)		28,11	33,72	—	—	0,805

Des Versuches Datum	Kraftleistung: Weg pro Minute	Kraftleistung: Steigen pro Minute	Kraftleistung: Arbeiten des Gewicht	Kraftleistung: Steigarbeit pro Minute	Pro Minute: CO_2-Abgabe ccm	Pro Minute: O-Verbrauch ccm	O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
29. September	55,56	7,89	29,40	231,9	705,3	814,5	571,99
2. October	58,34	8,28	28,40	235,3	740,5	939,3	608,51
4. October	58,76	8,35	28,62	239,0	710,6	898,8	611,00
7. October	55,92	7,94	28,70	227,9	704,3	930,3	579,86
9. October	57,71	8,19	28,40	232,7	742,1	938,8	570,98
12. October	57,74	8,20	28,00	229,6	798,5	972,0	602,24
14. October	58,05	8,24	28,41	234,2	799,8	907,2	547,93
16. October	58,26	8,27	29,50	244,0	808,2	979,3	565,70
18. October	57,31	8,14	29,10	236,9	738,2	970,2	579,33
20. October	58,23	8,27	29,55	244,3	738,5	970,6	566,17
26. October	58,72	8,34	28,77	239,9	655,9	885,2	531,14
30. October	57,74	8,20	29,40	241,1	763,2	887,9	523,04
1. November	57,96	8,23	29,63	243,9	763,7	957,3	540,22
Mittel (61 Vers.)	57,715	8,20	28,91	237,0	743,75	927,0	569,07

Hund Nr. 7.

Gewicht des Thieres 36,0 kg, des Geschirres 0,73 kg. Steigung 23,6 %.

Tabelle Nr. 28.

Des Versuches Datum	Des Versuches Dauer	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	Der ausgeathmeten Luft: CO_2-Zuwachs %	Der ausgeathmeten Luft: O-Deficit %	Der ausgeathmeten Luft: R.-Q.
4. März	5	36,0	16 538	4,51	6,49	0,685
4. März	5	36,0	27 240	3,28	4,96	0,661
4. März	5	36,0	25 058	3,59	5,27	0,681
4. März	5	36,0	27 050	3,09	4,70	0,657
5. März	5	36,0	22 657	3,50	4,51	0,776
5. März	5	36,0	25 304	3,06	4,17	0,734
6. März	5	36,0	24 834	3,30	4,48	0,737
6. März	5	36,0	20 798	4,05	5,77	0,702
	Mittel	**36,0**	**23 685**	**3,55**	**5,04**	**0,704**

Des Versuches Datum	Kraftleistung: Weg pro Minute	Kraftleistung: Steigen pro Minute	Kraftleistung: Arbeitendes Gewicht	Kraftleistung: Steigarbeit pro Minute	Pro Minute: CO_2-Abgabe ccm	Pro Minute: O-Verbrauch ccm	O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
4. März	38,38	9,06	36,73	332,7	745,80	1087,9	771,92
4. März	50,01	11,80	36,73	433,5	893,58	1351,1	735,62
4. März	48,90	11.54	36,73	423,9	899,56	1320,4	735,15
4. März	48,90	11,54	36.73	423,9	835,86	1271,4	707,79
5. März	40,86	9,64	36,73	354,2	792,29	1021,9	680,81
5. März	40,86	9,64	36,73	354,2	774,30	1055,2	703.04
6. März	44,87	10,60	36.73	389,0	819,53	1112,4	675.00
6. März	43.64	10.30	36.73	378.3	842.30	1200,0	748,60
Minute	**44,55**	**10.58**	**36,73**	**386.2**	**825,40**	**1177,6**	**719,74**

Die Zusammenstellung aller Versuche der Reihe B ergibt folgende Generaltabelle.

Tabelle 29. Gaswechsel bei grossem Steigen.

Anzahl der Versuche	Gewicht des Hundes	Der ausgeathmeten Luft: Volum pro Minute ccm	Der ausgeathmeten Luft: CO_2-Zuwachs %	Der ausgeathmeten Luft: O-Deficit %	Der ausgeathmeten Luft: R.-Q.
5	5,06	3070.9	4.51	5,65	0,799
8	7.55	7178	2.15	2,97	0,725
6	10,77	6485	2.83	4,03	0,699
10	14.03	8601	3,38	4.61	0,734
14	21,83	28610	2.18	2,89	0,766
61	28,11	33720	—	—	0,805
8	36,0	23685	3.55	5,04	0,704

(Fortsetzung der Tabelle 29 auf S. 187.)

Anzahl der Versuche	Gewicht des Hundes	Kraftleistung				Pro Minute		O-Verbrauch pro kg Gew. und 1000 m Weg
		Weg pro Minute	Steigen pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Steigarbeit pro Minute	CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm	
5	5,06	29,91	7,09	5,52	39,17	138,92	173,62	1045,0
8	7,55	25,78	6,08	8,05	48,92	153,30	211,61	1017,04
6	10,77	21,96	5,18	11,27	58,38	182,83	260,31	1055,9
10	14,03	32,79	7,74	14,53	112,44	285,60	396,20	829,05
14	21,33	57,29	8,13	22,25	174,60	560,4	728,7	624,16
61	28,11	57,71	8,21	28,91	237,0	743,7	927,0	569,07[1])
8	36,0	44,55	10,585	36,73	386,2	825,4	1177,6	719,74

Die mittleren Zahlen beider Tabellen Nr. 21 und Nr. 29 geben das Material zur Ausrechnung des Sauerstoffverbrauches für reine Horizontalbewegung und für Steigen des Hundes. Wir können nach dem oben erwähnten Princip (siehe S. 161) je zwei Gleichungen bekommen, aus denen x und y berechnet werden. Wir können auch die dem Sauerstoffverbrauch entsprechenden Calorienmengen in die Gleichungen stellen und dem x und y entsprechenden Calorienwerthe berechnen. Bei dieser Berechnung machen wir die durch anderweite Versuche gestützte Annahme, dass der Mehrverbrauch bei der Arbeit im Wesentlichen nur Kohlehydrate und Fette betrifft.

Zur Erläuterung der Art der Berechnung der Gleichungen, aus denen x und y gefunden werden, möchte ich ein Beispiel geben.

Hund Nr. 3 scheidet während der Ruhezeit 4,52 ccm CO_2 aus und verbraucht 6,615 ccm O pro Kilo und Minute (siehe Tab. Nr. 4). Während der Versuche mit grosser Steigung wog der Hund 10,77 Kilo. Sein Ruheverbrauch war also 6,615 ccm $\times$ 10,77 = 71,24 ccm O und 4,52 ccm $\times$ 10,77 = 48,68 ccm CO_2. Die Differenz zwischen diesem Gaswechsel und dem wirklichen Gaswechsel bei der Arbeit, 182,83 ccm CO_2 und 260,31 ccm O, zeigt die CO_2-Ausscheidung und den O-Verbrauch, die durch die geleistete Arbeit hervorgerufen sind.

182,83 ccm CO_2	260,31 ccm O
— 48,68 ccm CO_2	— 71,24 ccm O
134,15 ccm CO_2	189,07 ccm O

Diese Zahlen kann man dann auf Kilo bewegtes Gewicht und 1000 m Weg berechnen. Der Weg per Minute betrug 21,96 m und

1) Diese Zahl ist wegen der geringeren Steigung nicht direct mit den anderen vergleichbar.

das arbeitende Gewicht 11,27 Kilo. Pro 1000 m Weg und 1 Kilo Gewicht wird also der Sauerstoffverbrauch

$$\frac{189,07 \times 1000}{21,96 \times 11,27} = 763,95 \text{ ccm}$$

Die Steigung des Weges war 23,6 %. Jedes Kilogramm Gewicht machte also während der 1000 m Weg 236 mkg Arbeit. Wenn wir nun den O-Verbrauch um 1 kg Gewicht in horizontaler Richtung 1000 m weit zu bewegen x und den O-Verbrauch für 1 mkg Steigarbeit y benennen, so würde die ganze Arbeit bei einem Wege von 1000 m $x + 236y$ ccm O erfordern. Daher die Gleichung

$$x + 236y = 763,95.$$

Den Sauerstoffverbrauch kann man auch durch den entsprechenden Calorienwerth ersetzen. Die durch die Arbeit bedingte CO_2-Ausscheidung (134,15 ccm CO_2), dividirt durch den Sauerstoffverbrauch 189,07 gibt den respiratorischen Quotienten 0,710. Jeder Verminderung oder Vergrösserung des R.-Q. von 0,707 um 0,001 correspondirt die Verminderung oder Vergrösserung des Calorienwerthes (vergl. S. 174) um 0,00123 von 4,686 cal. pro 1 ccm O. In unserem Falle würde dann der Calorienwerth 4,686 + 0,00123 (710 — 707) = 4,690 cal. Für 763,95 ccm O wird also der entsprechende Calorienwerth 4,690 cal. × 763,95 = 3,583 Cal. Daher die neue Gleichung $x + 236y = 3,583$ Cal.

Folgendermaassen lauten nun diese Gleichungen und ihre Lösung für die einzelnen Versuchshunde:

Hund Nr. 1.

Sauerstoffverbrauch.	Gramm-Calorien.
$x + 236y = 807,32$	$x + 236y = 3892$
$x + 42,9y = 620,99$	$x + 42,9y = 2899$
$x = 579,6$ ccm O	$x = 2679$ cal.
$y = 0,965$ ccm O	$y = 5,142$ cal.

Hund Nr. 2.

Sauerstoffverbrauch.	Gramm-Calorien.
$x + 236y = 759,9$	$x + 236y = 3584$
$x + 42,9y = 512,4$	$x + 42,9y = 2389$
$x = 457,4$ ccm O	$x = 2124$ cal.
$y = 1,282$ ccm O	$y = 6,185$ cal.

Hund Nr. 3.

Sauerstoffverbrauch.	Gramm-Calorien.
$x + 236y = 764,0$	$x + 236y = 3583$
$x + 42,9y = 407,3$	$x + 42,9y = 1916,5$
$x = 328,0$ ccm O	$x = 1546$ cal.
$y = 1,847$ ccm O	$y = 8,629$ cal.

Hund Nr. 4.

$x + 236y = 658{,}4$ | $x + 236y = 3108$
$x + 42{,}9y = 375{,}5$ | $x + 42{,}9y = 1793$
$x = 312{,}7$ ccm O | $x = 1500$ cal.
$y = 1{,}465$ ccm O | $y = 6{,}811$ cal.

Hund Nr. 5.

$x + 142{,}0y = 496{,}00$ | $x + 142{,}0y = 2383$
$x + 0{,}3y = 235{,}84$ | $x + 0{,}3y = 1126$
$x = 235{,}3$ ccm O | $x = 1123$ cal.
$y = 1{,}836$ ccm O | $y = 8{,}872$ cal.

Hund Nr. 6.

$x + 142{,}0y = 452{,}49$ | $x + 142{,}0y = 2176$
$x + 1{,}6y = 287{,}80$ | $x + 1{,}6y = 1352$
$x = 285{,}9$ ccm O | $x = 1343$ cal.
$y = 1{,}173$ ccm O | $y = 5{,}867$ cal.

Hund Nr. 7.

$x + 236y = 588{,}5$ | $x + 236y = 2749$
$x + 42{,}9y = 311{,}6$ | $x + 42{,}9y = 1519$
$x = 250{,}1$ ccm O | $x = 1245$ cal.
$y = 1{,}434$ ccm O | $y = 6{,}371$ cal.

Alle Werthe für x und y kann man in Form folgender Tabelle zusammenstellen, indem wir nur die Calorienwerthe einstellen [1]).

Tabelle Nr. 30.

Gewicht im Mittel der Versuche bei horizontalem Gange	Weg pro Minute beim Horizontalgang m	x (Die Calorienmenge, erforderlich z. Fortbewegung von 1 kg um 1000 m auf horizontalem Boden)	Weg pro Minute beim Bergaufgehen m	y (Die Calorienmenge, erforderlich zur Leistung von 1 mkg Arbeit durch Heben des eigenen Körpers
5,05	33,66	2679 cal.	29,91	5,143
7,37	24,24	2124 cal.	25,78	6,185
11,03 [2])	26,88	1546 cal.	21,96	8,629
14,02	26,22	1500 cal.	32,79	6,811
23,67	58,63	1123 cal.	51,28	8,87
29,35	57,42	1343 cal.	57,71	5,867
36,58	40,84	1245 cal.	44,55	6,371

Daraus sieht man, dass die Grösse des y nur unregelmässig um den Mittelwerth schwankt, die Grösse des x aber mit der Grösse des Thieres sich vermindert.

1) Vgl. hierzu die folgende Abhandlung von Zuntz.
2) Hündin tragend.

Wir möchten die von uns und von Herrn Prof. Zuntz gewonnenen Werthe nochmals in Form einer Tabelle zusammenstellen, wo alle Calorienwerthe in die äquivalente Kilogrammmeterzahl umgerechnet sind und zugleich der Verbrauch für die Horizontalbewegung auf die Körperoberfläche umgerechnet ist.

Tabelle Nr. 31.

Gewicht und Gewinn beim Horizontal- und Bergaufgehen	Energieverbrauch in mkg für			Minuten Weg Horizontalbewegung	Anstieg der Bahn bei den Steigversuchen %	Autor
	Horizontalbewegung		1 mkg Steigarbeit			
	von 1 kg um 1 m	von $K^{2/3}$ um 1 m				
5,51/5,52	1,138	1,953	2,185	33,66	23,6	Slowtzoff
7,87/8,05	0,903	1,757	2,629	24,24	23,6	Slowtzoff
11,53/11,27	0,657	1,463	3,667	26,88	23,6	Slowtzoff
14,52/14,53	0,638	1,538	2,897	26,22	23,6	Slowtzoff
24,58/23,09	0,478	1,371	3,770	58,64	14,02	Zuntz
26,90	0,501	1,501	3,259	78,57	17,25	Zuntz
30,10/28,91	0,571	1,758	2,494	57,31	14,02	Zuntz
37,31/36,73	0,529	1,757	2,708	40,84	23,6	Slowtzoff

Wenn man nun das ganze Material durchsieht und die Ergebnisse recapitulirt, so kann man Folgendes sagen:

1. Die Horizontalbewegung des eigenen Körpers erfordert für gleiche bewegte Masse und gleichen Weg um so mehr Arbeit, je kleiner das Thier ist.

2. Bei Ruhe ist die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Oberfläche des Thieres festgestellt, obgleich, wie es scheint, die Körperoberfläche nicht allein bestimmend für die Grösse des Stoffwechsels ist.

3. Der Arbeitsaufwand für Horizontalbewegung ist der Körperoberfläche nur annähernd proportional; es bleiben aber auch andere, noch nicht aufgeklärte Momente, welche individuelle Schwankungen dieser Regel verursachen.

4. Der Arbeitsaufwand für Steigarbeit ist bei verschiedenen Thieren nicht unerheblich verschieden. Eine gesetzmässige Beziehung dieser Unterschiede zur Körpergrösse hat sich nicht ergeben.

Am Ende meiner Arbeit bleibt mir die angenehme Pflicht, dem hochgeehrten Herrn Prof. Zuntz für das Thema, das er mir gegeben hat, und für seinen Rath bei der Ausführung der Arbeit zu danken.

Literatur.

1) Hoesslin, Du Bois' Archiv für Physiologie 1888 S. 323.
2) Bidder und Schmidt (bei Hoesslin).
3) Regnault und Reiset, Annal. de Chim. et de Physique t. 26, p. 973.
4) Gavarret, Physique médicale. Paris 1855.
5) Rameaux, Mémoires de l'Académie Belge. 1857.
6) Liebermeister, Handbuch der Pathologie des Fiebers (nach Hoesslin).
7) Richet, Archiv de physiologie 1885 p. 237 und 450.
8) Rubner, Zeitschr. der Biologie Bd. 19, S. 535 und 326.
9) Magnus-Levy, Pflüger's Archiv Bd. 55.
10) Zuntz, Pflüger's Archiv Bd. 68 S. 191.
11) Frentzel und Reach, Pflüger's Archiv Bd. 83 S. 477.
12) Newton Heineman, Pflüger's Archiv Bd. 83.
13) Schumburg und Zuntz, Physiologie des Marsches. Berlin, Hirschwald. 1901.
14) Hecker, Zeitschr. für Veterinärkunde 1894. Heft 3.
15) Frentzel und Schreuer, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902 S. 282.
16) Knauthe, Pflüger's Archiv Bd. 73 S. 490.

(Aus dem thierphysiol. Laboratorium der kgl. landwirthsch. Hochschule zu Berlin.)

Einfluss der Geschwindigkeit, der Körpertemperatur und der Uebung auf den Stoffverbrauch bei Ruhe und bei Muskelarbeit.

Von

N. Zuntz.

Die Versuche, welche Herr Slowtzoff in vorstehender Abhandlung zum Studium des Einflusses der Körpergrösse auf den Verbrauch beim Gehen benutzt hat, erscheinen insofern nicht alle streng vergleichbar, als die Geschwindigkeit der verschiedenen Thiere eine verschieden grosse war. Sie wurde von Herrn Slowtzoff nach dem Behagen der Thiere regulirt. Es fragt sich, ob die Resultate durch die Unterschiede der Gehgeschwindigkeit erheblich beeinflusst sind. Beim Pferde hatte ich mit Hagemann[1]) einen sehr bedeutenden Einfluss der Geschwindigkeit gefunden. Für jedes Meter Zunahme der Minutengeschwindigkeit wuchs der Energieaufwand für die horizontale Fortbewegung des Körpers um 1,03 % der bei 78 m Geschwindigkeit erforderlichen Energie. Beim Menschen fand Dr. Leo Zuntz und ich selbst mit Schumburg[2]) den Effect geringer. Der Mehraufwand bei rascherem Gehen betrug zwischen 60 und 100 m bei drei geübten Menschen:

0,84 %
0,42 % } pro Meter Zuwachs der Geschwindigkeit
0,39 %

Bei starker Verlangsamung des Ganges unter das übliche Maass nimmt sogar der Verbrauch für die Wegeeinheit wieder zu gegenüber den mittleren Werthen, wie ich mit Schumburg (l. c. S. 293) aus den Angaben von Frentzel und Reach berechnet habe. Aus

1) Zuntz und Hagemann, Untersuchungen über den Stoffwechsel des Pferdes S. 309 ff.

2) Schumburg und Zuntz, Physiologie des Marsches S. 284—288. Berlin 1901.

dem Gesagten geht hervor, dass es nicht möglich ist, aus den vorliegenden Versuchen am Menschen und Pferde die Bedeutung des verschieden schnellen Ganges für den Stoffwechsel des Hundes abzuschätzen.

Ich hatte schon bei meinen ersten Versuchen über den Stoffverbrauch des arbeitenden Hundes (dieses Arch. Bd. 68 S. 198 Tab. IV) auf den Einfluss der Geschwindigkeit auf den Stoffbedarf für die Horizontalbewegung geachtet. Es schien damals, als ob dieser Einfluss geringer sei als beim Pferde, vielleicht ganz fehle.

Ich bin jetzt in der Lage, noch einige Daten zur Beurtheilung dieser Frage zu geben.

Der zu meinen zahlreichen Versuchen mit Dr. W. Loeb[1]) (jetzt Privatdocent in Bonn) benutzte, vorzüglich eingeübte Hund ging zwei Mal mit einer Geschwindigkeit von ca. 100 m, wobei er traben musste, während er vorher und nachher in flottem Schritt 55 bis 58 m machte. Die Versuchsdaten sind folgende:

Tabelle I.

Datum	Dauer d. Versuchs in Minuten	Gew. des Hundes	Der ausgeathmeten Luft				Weg pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Pro Minute	
			Volum pro Minut. Liter	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.			CO_2-Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm
1893										
21. Oct.	13½	29,11	39,76	2,475	2,81	0,880	104,47	29,95	912,8	1037,8
23. Oct.	21½	29,60	24,54	3,35	4,46	0,751	97,66	30,25	769,0	1023,8
Mittel		29,35	32,15	—	—	0,815	101,065	30,10	840,9	1030,8
Der Ruheverbrauch beträgt für 29,35 kg . . .									141,1	179,1
Es entfallen daher auf die Arbeit									699,8	851,7

Die Arbeit bestand in Bewegung von 30,1 kg über 101,065 m. Es bedingt daher die Bewegung von 1 kg über 1000 m einen Sauerstoffverbrauch von $\frac{851,7 \times 1000}{30,1 \times 101,065}$ 279,98 = ccm.

Die Bahn hatte eine Steigung von 0,16 %, es wurde also bei Bewegung von 1 kg über 1000 m noch 1,6 mkg Steigarbeit geleistet, welche bei diesem Hunde $1,6 \times 1,173 = 1,877$ ccm Sauerstoff erfordert, so dass **278,10 ccm** Sauerstoff für die reine Horizontalbewegung nöthig waren. Der resp. Quot. war hierbei $\frac{699,8}{851,7} = 0,822$,

1) Verhandl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin, 3. Aug. 1894.

wobei 1 ccm Sauerstoff = 4,828 cal. Die verbrauchten 278,1 ccm Sauerstoff entsprechen daher 1342 cal. An denselben zwei Tagen betrug der Kraftverbrauch im Mittel der sechs von Herrn Slowtzoff in Tab. 19 zusammengestellten Versuche 1343 cal. bei 57,4 m Minutenweg. Der Verbrauch ist also durch die grosse Zunahme der Geschwindigkeit gar nicht beeinflusst.

Ein einziger ähnlicher Versuch liegt an der von Herrn Slowtzoff mit Nr. 5 bezeichneten Hündin vor. Folgendes sind die bezüglichen Daten.

Tabelle II.

Datum	Dauer d. Versuchs in Minuten	Gew. des Hundes	Der ausgeathmeten Luft				Weg pro Minute	Arbeitendes Gewicht	Pro Minute	
			Volum pro Minut.	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.			CO_2 Abgabe	O-Verbrauch
1893 11.Nov.	14	23,41	16,69	3,575	4,705	0,760	99,98	24,25	585,4	770,4
		Ruheverbrauch für 23,41 kg							99,8	139,3
		Gaswechsel für die Arbeit							485,6	631,1

Aus diesen Daten berechnet sich unter Berücksichtigung einer Steigung von 0,03 % für 1 kg und 1000 m Weg: bei rund 100 m per Minute: 259,7 ccm O-Verbrauch und 1237 cal. —

Dagegen war das Mittel von 5 Versuchen im Schritt bei 58,6 m per Minute: 235,3 ccm O-Verbrauch und 1123 cal.

Für einen Zuwachs der Geschwindigkeit um 41,4 m wächst der Kraftverbrauch um 114 cal., d. h. für 1 m Geschwindigkeitszuwachs um 2,75 cal. oder um 0,24 % des Verbrauchs bei 58,6 m Geschwindigkeit. Hier ist die Steigerung zwar vorhanden, aber doch geringer, als sie in einem der Versuche am Menschen gefunden wurde.

Bei derselben Hündin finden sich unter unseren Versuchen mit stärkerem Bergaufsteigen, aus welchen Herr Slowtzoff seine Tabelle 26 zusammengestellt hat, noch 5 dort nicht verwerthete (Datum 5. October 1893), bei welchen der Minutenweg nur 41,48 m beträgt. Man kann sie mit den Werthen vom 13. October und 17. October mit durchschnittlich 56,8 m Geschwindigkeit vergleichen. Ich stelle sie zu diesem Behufe in Tabelle III zusammen:

Tabelle III.

Versuchsdauer Minuten	Der ausgeathmeten Luft: Volum per Minute	CO_2-Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.	Per Minute: Weg	CO_2-Abgabe	O-Verbrauch
4	34,45	1,79	2,22	0,805	37,04	555,7	690,4
3 3/4	38,08	1,535	1,77	0,868	40,35	527,1	607,4
3 1/2	40,66	1,62	1,99	0,815	43,09	592,9	727,8
3 1/2	39,68	1,505	1,895	0,794	44,60	534,8	673,4
3 1/2	41,29	1,63	1,96	0,830	42,34	603,4	727,0
Mittel	38,83	—	—	0,822	41,48	562,8	685,2

Das Lebendgewicht betrug zur Zeit dieses Versuches 23,55 kg, demnach der Gaswechsel in Ruhe: 100,3 ccm CO_2 140,1 ccm O. Die Steigerung durch die Arbeit betrug: 462,5 ccm CO_2 545,1 ccm O. Das Thier wog mit Geschirr u. s. w. 24,45 kg. Es wurden daher pro Kilogramm und 1000 m Weg verbraucht $\frac{545,1 \times 1000}{24,45 \times 41,48} =$ 537,45 ccm O. Das entspricht bei R.-Q. = 0,848 . . 2612 cal.

Beim Vergleich mit Herrn Slowtzoff's Tabelle 26 sehen wir, dass der Verbrauch beim langsamen Gang hier grösser ist als beim schnelleren. Für die Bewegung von 1 kg über 1000 m unter gleichzeitiger Hebung um 142 m braucht die Hündin:

5 Versuche vom 5. October bei 41,5 m Geschwindigkeit 537,4 ccm O und 2612 cal.

6 Versuche vom 13. October bei 57,5 m Geschwindigkeit 482,7 ccm O und 2261 cal.

5 Versuche vom 17. October bei 57,0 m Geschwindigkeit 471,4 ccm O und 2297 cal.

Es ist nicht daran zu denken, dass der Minutenweg von 41,5 m dem Hunde wegen der Langsamkeit des Gehens unbequem ist; die auf den ersten Blick paradoxe Erscheinung erklärt sich vielmehr aus der

Steigerung der Körperwärme,

welche die Hündin in diesen Versuchen erlitten hat. Dieselbe documentirt sich auch in der von Versuch zu Versuch wachsenden Athemgrösse, welche im ersten Versuche 28 Liter per Minute, im letzten 41,3 Liter bei gleicher Arbeitsleistung betrug. Dafür, dass bei erheblicherem Wachsen der Temperatur der Stoffverbrauch des

arbeitenden Hundes bei unveränderter Arbeit wächst, habe ich noch eine Anzahl Belege gefunden. Ich möchte hier nur eine am 11. October ausgeführte Versuchsreihe an derselben Hündin vorlegen, bei welcher die Körpertemperatur nach Beendigung der 1 ²/₃ Stunden anhaltenden Steigarbeit 41,7 ° C. betrug; dementsprechend stieg die Athemgrösse während der letzten Arbeitsperiode bis auf 72 Liter, und der Kohlensäuregehalt betrug nur 1,39 %, — also eine ganz charakteristische thermische Polypnoë.

Die wichtigsten Daten dieser interessanten Versuchsreihe stelle ich in Tabelle IV zusammen:

Tabelle IV.

Versuchs-dauer Minuten	In der ausgeathmeten Luft				Per Minute		
	Athem-grösse per Minute	Kohlen-säure-zuwachs	Sauer-stoff-deficit	Resp. Quot.	Sauerstoff-aufnahme ccm	Kohlen-säure-Aus-scheidung ccm	Weg m
9	45,16	1,755	1,885	0,931	772,22	717,97	59,976
13	51,48	1,57	2,00	0,785	932,95	732,37	57,195
10	55,43	1,445	1,59	0,909	795,96	723,37	59,005
9 ¹/₂	58,86	1,275	1,65	0,773	875,72	676,70	57,330
8 ³/₄	66,17	1,245	1,72	0,725	1021,07	740,38	58,211
8	72,05	1,36	1,60	0,851	1030,26	876,28	57,550
Mittel	58,191	1,4416	1,7408	0,829	904,70	744,51	58,211

Die Bahn hatte wie in den anderen Versuchen an diesem Thiere eine Steigung von 14,2 %. Das Thier wog mit Geschirr und Tracheal-canüle 24,2 kg. Auf 1 kg bewegtes Gewicht und 1000 m berechnet sich hier 543,3 ccm Sauerstoffverbrauch 2637 cal., also ein noch etwas höherer Verbrauch als in den Versuchen vom 5. October. Hier ist aber auch die Lungenventilation noch um 20 Liter höher als dort. So mag der gesteigerte Verbrauch zum Theil sicher auf die grössere Arbeit der Athemmuskeln zurückzuführen sein. Wenn unsere Erfahrungen am Menschen und am Pferde auch auf den Hund übertragen werden dürfen, würde die Verstärkung der Ventilation um 20 Liter den Sauerstoffverbrauch um 60—100 ccm in die Höhe treiben. —

Dass aber die erhöhte Körperwärme an sich die Oxydation steigert, ist ja für den ruhenden Organismus mehrfach, am präcisesten durch die zahlreichen Versuche von Pflüger (dieses Arch. Bd. 18 S. 305, 321, 356) dargethan worden.

In Pflüger's Versuchen bedingte Steigerung der Körperwärme über die Norm eine Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs pro Grad

um 10 % bei curaresirten Thieren,
„ 6,1 % „ durch hohe Rückenmarksdurchschneidung gelähmten Thieren,
„ 5,7 % „ unverletzten Thieren.

Bei unserer Hündin haben wir es, da das Thier nach den anderen Arbeitsversuchen nur 39,6 bis 39,9° C. maass, mit einer Ueberwärmung von etwa 2° C. zu thun.

Hierfür können wir eine Steigerung der Oxydation des ruhenden Thieres um 15 % = 21 ccm O annehmen.

Für 20 Liter Mehrathmung 20 × 4 = 80 ccm O.

Im Ganzen 101 ccm.

Ziehen wir diese Zahl von dem zu 904,7 ccm gefundenen Sauerstoffverbrauch während der Arbeit ab, so bleiben 803,7 ccm, woraus sich in der gewohnten Weise der Aufwand pro Kilogramm und 1000 m Weg berechnet zu:

471,6 ccm O und 2289 cal.

Der so corrigirte Werth ist mit den bei Vermeidung der Ueberhitzung gefundenen übereinstimmend.

Wir hatten nämlich

am 13. October 482,7 ccm O und 2261 cal.
„ 17. „ 471,4 ccm O „ 2297 „

Es erscheint demnach gerechtfertigt, die Ursache des grösseren Energieverbrauchs der überhitzten Thiere bei gleicher Arbeit in der gesteigerten Athemleistung und in dem von der Arbeit unabhängigen erhöhten Zerfall zu suchen.

Die als Kraftquelle dienende Steigerung des Umsatzes im arbeitenden Muskel selbst bleibt dieselbe, wenigstens für eine Körperwärme bis zu 41,7° C. — Dass in diesem und einigen anderen Versuchen bei einer Arbeit, welche durchaus nicht übermässig war, und bei günstiger Lufttemperatur (hier 17° C.) so gewaltige Steigerungen der Körpertemperatur eintraten, hat seinen Grund in der Störung der Wärmeregulation, welche die Tracheotomie herbeiführt. Da die Haut des Hundes nur sehr mangelhaft mit Schweissdrüsen ausgerüstet ist, kommt wesentlich die Verdunstung von der Lungenoberfläche und von der mit Speichel befeuchteten Zunge als Regulationsmittel in Betracht, wo die Strahlung und Leitung nicht genügt. Die Verdunstung von der Lunge erfolgt natürlich nach der Tracheotomie

bei gleicher Menge und Beschaffenheit der Athemluft ebenso wie sonst, mit dem einzigen Unterschiede, dass der allerdings nur kleine Theil der inspirirten Luft, welcher die Trachealcanüle und die kurze Schlauchleitung füllt, keinen Wasserdampf aufnimmt, während bei normaler Athmung die Dampfsättigung sich zu einem grossen Theil schon in der Nase vollzieht. Eine einfache Ueberschlagsrechnung lehrt aber, dass selbst bei Nasenathmung die Wassermenge, welche auf diese Weise bei excessivster Steigerung der Lungenventilation verdampft, bei Weitem nicht ausreicht, um die in den thätigen Muskeln gebildete Wärme abzuführen[1]).

Eine grössere Wassermenge verdunstet von der mit Speichel überrieselten Zungenoberfläche, indem der über sie hingeblasene Strom der Exspirationsluft von den Seiten noch eine mehrfach grössere Menge der relativ trockenen Aussenluft ansaugt und dadurch viel Wasser zur Verdunstung bringt. Man kann sich von der Bedeutung dieser der Wirkung einer Strahlpumpe analogen Luftzufuhr über die feuchte Zunge leicht überzeugen, wenn man mit dem Munde über den Handrücken bläst, einmal während derselbe trocken, dann wenn er befeuchtet ist. Im ersteren Falle erzeugt die warme und mit Wasserdampf gesättigte Athemluft ein Gefühl von Wärme, im letzteren eine sehr ausgesprochene Kälteempfindung. Die Verdunstungskälte kann, da die direct aus dem Munde kommende Luft mit Wasserdampf gesättigt ist, nur durch aspirirte Aussenluft zu Stande kommen. — Diese Förderung der Verdunstung von der Zunge durch die stossweise, hachelnd darüber hingeblasene Luft fehlt nun dem tracheotomirten Hunde, und das ist der Grund, wesshalb er sich nicht ge-

---

1) Die Rechnung wurde in der dieses Archiv Bd. 92 S. 487 dargelegten Weise ausgeführt; sie ergab, dass bei 58 Liter Minutenventilation während der Arbeitszeit von 104 Minuten sicher nicht 300 g Wasserdampf in die Athemluft übergehen konnten. Der Weg betrug 5800 m; da pro Kilogramm und 1000 m 2,6 Cal. gebracht wurden, bedingt dies eine Wärmeproduction von $5,800 \times 24,2 \times 2,6 = 365$ Cal.; davon werden 46 Cal. zur Hebung des Körpers benutzt; 319 Cal. sind als Wärme fortzuschaffen. Dazu müssen, wenn keine vermehrte Strahlung zu Hülfe kommt, $\frac{319}{0,54} = 591$ g Wasser verdampfen, also doppelt so viel, als die Athmung leisten konnte. Normal ist aber die Lungenventilation und damit auch die Verdampfung durch die Lunge nur etwa halb so gross; es können von der Lunge nur 150 g Wasser verdampfen, während die Zungenoberfläche über 400 g zu liefern hat; eine Zahl, die durch die gesteigerte Strahlung von der Haut wohl nur wenig vermindert wird.

nügend entwärmen kann. An einem warmen Sommertage ist mir ein tracheotomirter Hund, welcher etwas über 1 Stunde die gewohnte Arbeit des Bergaufsteigens auf der Tretbahn geleistet hatte, plötzlich todt zusammengebrochen. Ein bald nachher in den After geschobenes Thermometer zeigte 45° C.

Nach diesen Erfahrungen haben wir bei allen länger dauernden, messend verwertheten Arbeitsversuchen an tracheotomirten Hunden die Haut in kurzen Zwischenräumen mit reinem Wasser oder solchem, welches 15—20 % Alkohol enthielt, benetzt. Dadurch konnte man das Steigen der Körperwärme verhüten. Die Häufigkeit der Waschungen wurde nach der Athmung des Hundes bestimmt; sobald dieselbe stärker hachelnd und oberflächlich zu werden anfing, fand eine Benetzung statt.

Der Einfluss der Uebung

auf Verminderung des Stoffverbrauches bei verschiedenartigen Leistungen ist vielfach messend erwiesen worden. In den Versuchen von Hagemann und mir an Pferden, von Schumburg und mir bei marschirenden Soldaten finden sich zahlreiche Belege dafür. Gruber und Schnyder haben unter Kronecker's Leitung die Stoffersparniss bei vorschreitender Uebung studirt. Bei Erörterung der Versuche von Newton Heineman (dieses Archiv Bd. 83 S. 561 ff.) konnte ich darthun, dass bei seinem Versuchsindividuum der Stoffverbrauch für dieselbe, durch Raddrehen geleistete Arbeit von Monat zu Monat geringer wurde; dass also hier Monate vergingen, ehe das Optimum der Arbeitsleisung erreicht war. Im Gegensatz hierzu war bei den marschierenden Soldaten dies Ziel schon nach 4—5 Uebungsmärschen erreicht. So wird es uns nicht Wunder nehmen, wenn auch bei den von Dr. Slowtzoff untersuchten Hunden Unterschiede in der Erlangung der vollen Uebung sich zeigten. Eine ungefähre Vorstellung darüber, wie weit etwa Aenderungen im Verbrauch durch die fortschreitende Uebung bedingt sind, gewinnt man bei Betrachtung des letzten Stabes der Tabellen: Sauerstoffverbrauch pro Kilo und 1000 m Weg. Diese Zahlen sind zwar nicht streng unter sich vergleichbar, weil der Ruheverbrauch nicht abgezogen ist und daher eine Zahl zu gross im Vergleich mit dem Durchschnitt wird, wenn der zurückgelegte Weg unter dem durchschnittlichen blieb und umgekehrt. Mit Berücksichtigung dieses Umstandes erkennt man, dass in den meisten Tabellen die Zahlen

regellos um den Mittelwerth schwanken. Hier war offenbar die stets längere Zeit vor Beginn der messenden Versuche ausgeführte Trainirung der Hunde ausreichend gewesen, um dieselben zu möglichst ökonomischem Gehen zu bringen. In einigen Tabellen aber zeigen die ersten Versuche die höchsten Werthe; hier war also durch die Vorübung noch nicht die vollkommenste Ausnutzung der Muskelkraft erreicht worden.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt Hund Nr. 6. Derselbe war ein gut dressirter Ziehhund, gewohnt, weite Wege in den ebenen Strassen Berlins am Wagen zurückzulegen. Ich benutzte ihn nach dem Ankauf sofort zu den Versuchen, welche ich in diesem Archiv Bd. 68 S. 191 beschrieben habe. Zwei Jahre später diente er Dr. Loeb und mir zu den Versuchen, welche von Dr. Slowtzoff in Tabelle XIX und XXVII zusammengefasst sind. In dieser Zeit ging er vom 19. September bis zum 1. November täglich einen Weg von 6,35 km bei 14,2 % Steigung, nur an zwei Tagen, am 21. und 23. October, ging er dieselbe Strecke horizontal. (Tabelle XIX.) Bei diesem Horizontalweg brauchte er pro Kilogramm und 1000 m 1343 cal., während er 2 Jahre vorher nur 1179 cal. gebraucht hatte. Dagegen betrug der Verbrauch für 1 mkg Steigarbeit damals 7,668 cal., und 1893 bei der stetigen Uebung im Bergaufsteigen nur 5,867 cal. — Dieser sehr niedrige Werth für die Steigarbeit kommt natürlich dadurch zu Stande, dass der Abzug für die Horizontalcomponente des Ganges hier so hoch gefunden wurde. Aber selbst wenn wir mit dem 1891 gefundenen niedrigen Verbrauch rechnen, finden wir für die Steigarbeit einen geringeren Verbrauch als damals, nämlich 7,02 cal. für 1 mkg. —

Wir sehen hier, dass der Hund jedes Mal die Arbeit, auf welche er gerade speciell eingeübt war, am ökonomischsten leistete; 1893 war dies die Steigarbeit, 1891 der horizontale Gang. —

Sehr deutlich tritt noch eine fortschreitende Sauerstoffersparniss bei der Arbeit in den Versuchen an Hund 7 bei schwacher Steigung hervor. Hier ist desshalb ein zu hoher Werth des Verbrauchs für die Horizontalbewegung gefunden worden. Wenn wir die letzten 4 Versuche der Tabelle XX allein berücksichtigen, finden wir als Mittel pro Minute bei 37,11 m Weg, 36,2 kg Lebendgewicht und 36,93 kg arbeitendes Gewicht:

490,35 ccm CO_2 591,22 ccm O

Hiervon ist der Ruheverbrauch abzuziehen, welcher aber, wie S. 169 ausgeführt, im Mittel der 9 Versuche von Tabelle VII zu hoch gefunden wurde, weil der Hund meist mit Muskelspannung lag. Nur in den nach stärkerer Arbeit ausgeführten Versuchen lag der Hund mit entspannten Muskeln. Diese 2 Versuche ergeben pro Kilogramm und Minute im Mittel

	3,845 ccm CO_2	5,23 ccm O.
Das macht auf 36,2 kg Lebendgewicht	139,19 ccm CO_2	189,33 ccm O.
Also Arbeitsverbrauch:	351,16 ccm CO_2	401,89 ccm O.

Unter Anwendung derselben Ruhewerthe wird der Arbeitsverbrauch beim Bergaufsteigen (23,6 % Steigung):

687,0 ccm CO_2 989,3 ccm O

Die Seite 189 aufgestellten Gleichungen lauten auf Grund dieser Zahlen:

1. $x + 236{,}0\, y = 604{,}6$ ccm O $= 2823$ cal.
2. $x + 42{,}9\, y = 293{,}2$ ccm O $= 1435$ cal.

Hieraus: $x = 224{,}1$ ccm O $= 1126$ cal. $= 479$ mkg $= 1{,}583$ mkg pro Oberflächeneinheit.

Hieraus: $y = 1{,}612$ ccm O $= 7{,}192$ cal. $= 3{,}056$ mkg.

Durch diese Correctur wird eine Unregelmässigkeit in der von Herrn Slowtzoff aufgestellten Reihe beseitigt. Der grösste der Hunde steht jetzt mit 1126 cal. an der unteren Grenze des Verbrauchs für die Horizontalbewegung, und der nahe Parallelismus dieses Verbrauchs zu $P^{2/3}$ oder mit anderen Worten zum Quadrat der Körperlänge tritt noch deutlicher hervor. Statt der von Herrn Slowtzoff eingestellten Zahl 1,757 mkg für $K^{2/3}$ ergibt sich jetzt als richtige Zahl 1,583 mkg.

Zur leichteren Beurtheilung des ganzen Thatsachenmaterials stelle ich in Tabelle V alle berichtigten Werthe noch einmal zusammen und gebe zugleich für jede Zahl die Abweichung von dem Mittel aller untersuchten Hunde. Um den Ruheverbrauch bequemer mit den sonst üblichen Zahlen vergleichen zu können, berechne ich denselben auf 24 Stunden.

Beim Anblick der Tabelle fällt sofort auf, dass der Verbrauch für die Steigarbeit bei den einzelnen Thieren zwar recht erheblich von dem Mittelwerth 3,00 mkg chemischer Energie für 1 mkg Steigarbeit abweicht, dass aber diese Abweichungen in keiner Beziehung zur Körpergrösse stehen, wie Herr Slowtzoff schon betont hat.

Tabelle V. Energieverbrauch von Hunden verschiedener Grösse.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.
						Energieverbrauch in Meterkilogrammen					
Nummer des Hundes	Körpergewicht[1]) kg	Ruhestoffwechsel pro kg u. 24 Std. Cal.	Abweichung vom Mittel in Proc.	Ruhestoffwechsel pro qm Oberfläche u. 24 Std. Cal.	Abweichung vom Mittel in Proc.	Für Horizontalbewegung von 1 kg um 1 m	Abweichung vom Mittel in Proc.	Für Horizontalbewegung dividirt durch $k^{2/3}$	Abweichung vom Mittel in Proc.	Für 1 mkg Steigarbeit	Abweichung vom Mittel in Proc.
I	5,05	54,0	+ 31	751	— 13	1,14	+ 68	1,95	+ 21	2,19	— 27
II	7,46	47,5	+ 16	753	— 13	0,90	+ 32	1,76	+ 9	2,63	— 12
III	10,57	43,5	+ 6	759	— 12	0,66	— 3	1,46	— 9	3,68	+ 23
IV	14,22	32,7	— 20	765	— 11	0,64	— 6	1,54	— 4	2,90	— 3
V	21,95	40,0	— 3	893	+ 3	0,48	— 29	1,37	— 15	3,77	+ 26
VI[2])	28,6	38,2	— 7	946	+ 10	0,50	— 26	1,50	— 7	3,26	+ 9
VI[2])	27,6	45,3	+ 10	1111	+ 29	0,57	— 16	1,76	+ 9	2,49	— 17
VI[2])	29,38	33,4	— 19	837	— 8	—	—	—	—	—	—
VII	36,6	35,2	— 14	948	+ 10	0,48	— 22	1,58	— 2	3,06	+ 2
Mittel	—	41,1	—	863	—	0,67	—	1,61	—	3,00	—

1) Das Nachtgewicht im Mittel der drei an jedem Thiere ausgeführten Versuchsreihen.

2) Bei Hund VI ist der Ruheverbrauch nach fast 2jährigem Faullenzen bei 28,6 kg Lebendgewicht, nach 3wöchentlicher strammer Arbeit bei 27,6 kg Gewicht und nach 2jährigem Faullenzen bei knapper eiweissarmer Kost (29,38 kg) angegeben. Der Arbeitsverbrauch bezieht sich in der oberen Reihe auf den Zustand vorzüglicher Uebung im Horizontalgehen, in der unteren Reihe auf maximale Einübung des Bergaufgehens.

Bei Menschen und Pferden haben wir im Mittel fast genau den gleichen Stoffverbrauch für das Meterkilogramm Steigarbeit gefunden wie beim Hunde, nämlich 2,96 bezw. 2,91 mkg.

Auch hier sind die individuellen Abweichungen nicht unerheblich. Von 8 gesunden Menschen brauchte der ökonomischste Arbeiter 2,73 mkg gegen 3,56 als Höchstwerth; dies letztere allerdings bei schon unbequem steilem Anstieg; bei Pferden wurden unter dem Einflusse von leichten Anomalien der Sehnen und Gelenke noch erheblichere Abweichungen vom Durchschnitt beobachtet (siehe Zuntz und Hagemann, Stoffwechsel des Pferdes, Tabelle LXXII S. 351). — Für die Beurtheilung der Abweichungen muss man noch bedenken, dass der Verbrauch für die Steigarbeit durch Subtraction des Werthes für den horizontalen Marsch vom Verbrauch beim Bergaufsteigen gefunden wird. Ein Thier, das wenig geschickt in der Ebene geht, aber beim Bergaufsteigen seine Muskeln zweckmässiger innervirt, wird uns daher zu kleine Werthe für das Meterkilogramm Steigarbeit ergeben. Die Zahlen der Tabelle V bestätigen diese Ueberlegung. Bei Hund I und II sowie bei VI im Zustande der Uebung fürs Bergaufgehen sehen wir in Col. 11 die Zahlen erheblich unter dem Mittel, in Col. 9 über demselben. Die umgekehrte Relation zeigen Hund III, V und VII sowie VI bei vorwiegender Uebung des horizontalen Ganges. —

Beim horizontalen Gang ergibt die Annahme, dass der Verbrauch nicht dem Gewichte (K) sondern dem Werthe $K^{2/3}$ proportional gehe, recht befriedigende Annäherung der Einzelwerthe an das Mittel für alle Versuchsthiere. Diese Annäherung ist hier sogar noch grösser als für den Ruhestoffwechsel (Col. 6). Das dürfte kein Zufall sein. v. Hoesslin, Archiv f. (Anat. u.) Physiol. 1888 S. 340 ff. hat durch eine eingehendere Analyse der Mechanik des Gehens dargethan, dass bei gleicher Geschwindigkeit der Kraftaufwand dem Körperquerschnitt, also $K^{2/3}$, proportional sein muss. — Dies geht am einfachsten aus folgender Erwägung hervor. Beim ersten Schritt muss, um dem ruhenden Körper die Gehgeschwindigkeit zu ertheilen, eine Arbeit $= \frac{1}{2} m v^2$ geleistet werden.

Diese Arbeit ist aber, bei gleicher Geschwindigkeit (v), der Masse, also dem Gewicht K, proportional. Von der erlangten Geschwindigkeit geht während des Schrittes ein Theil durch Reibung, Luftwiderstand, Hebung von Körpertheilen verloren. Dieser Bruchtheil,

welcher bei ähnlich gebauten Thieren gleich sein dürfte, so lange die Geschwindigkeit dieselbe bleibt, muss also auch dem Gewichte K proportional sein. Die zu seiner Compensirung nöthige Arbeit ist bei jedem Schritte aufs Neue aufzuwenden. Die Zahl der Schritte ist aber der Beinlänge und diese der dritten Wurzel des Körpergewichts umgekehrt proportional. Für die Wegeeinheit entspricht also die aufzuwendende Arbeit dem Ausdruck $\frac{K}{K^{1/3}} = K^{2/3}$. Selbstverständlich wird diese Proportion nur annähernd richtig sein; schon das wechselnde Verhältniss der Beinlängen zur Körpermasse muss Unterschiede bedingen, ebenso die Lagerung der Hauptmasse der Muskeln höher oder tiefer am Bein, die Beweglichkeit des Schulterblattes u. A. Dem entsprechend finden wir auch den auf gleiche relative Oberfläche bezogenen Verbrauch bei der gleichen Thierspecies, aber verschiedener Körpergrösse, nur in ziemlich engen Grenzen, bei verschiedenen Thierarten erheblicher schwanken. Dem Mittelwerthe 1,61 mkg beim Hunde entspricht ein Maximum von 1,95 bei Hund I, ein Minimum von 1,37 bei Hund V. Dagegen beträgt der correspondirende Mittelwerth beim Pferde 1,06; beim Menschen liegen die individuellen Schwankungen zwischen 0,86 und 1,27 mkg[1]). Die namentlich von Rubner vertretene Auffassung, dass der Ruhestoffwechsel desshalb der Körperoberfläche parallel gehe, weil er sich dem Wärmeverlust durch die Haut anpasse, wird, wie früher schon ausgeführt, den Thatsachen nicht gerecht. Rubner hat zwar in seiner jüngsten Veröffentlichung[2]) eine Reihe neuer Gesichtspunkte für die entscheidende Bedeutung der Temperaturverhältnisse bei der Regelung des Stoffwechsels angeführt, aber auch sie können nicht ganz befriedigen.

Rubner sagt mit Recht, dass die Beeinflussung des Stoffwechsels durch die Wärmeregulation nicht mit der Deckung des Verlustes erschöpft sei; es müsse sich der Stoffwechsel auch den Möglichkeiten der durch die Oberfläche vermittelten Entwärmung anpassen; hier-

---

1) Ich habe früher schon darauf aufmerksam gemacht (dieses Archiv Bd. 68 S. 210), dass der Hund wahrscheinlich desshalb mehr Stoff beim Gehen verbraucht, als seiner Körpergrösse entspricht, weil er auch für das Stehen einen erheblichen Aufwand an Muskelkraft machen muss.

2) Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Leipzig und Wien 1902.

durch sei die obere Grenze des Energieumsatzes begrenzt, diese aber bedinge ihrerseits wieder die Höhe des normalen Ruheumsatzes; dieser Gesichtspunkt der Entwärmung komme auch bei Kaltblütern in Betracht und bedinge hier die Anpassung des Umsatzes an die Körperoberfläche, welche mehrfach nachgewiesen worden ist. —

Demgegenüber ist denn doch zu betonen, dass die in unseren Gewässern lebenden Fische, bei welchen Knauthe die Gültigkeit der Oberflächenregel nachgewiesen hat, kaum je in die Gefahr der Ueberwärmung durch Muskelthätigkeit kommen, dass ferner bei Fischen die Ausgleichung zwischen Körper- und Umgebungstemperatur wohl in erster Linie durch die Kiemen vermittelt wird.

Beim Warmblüter begrenzt auch die Gefahr der Ueberwärmung nur ausnahmsweise die Grösse des Muskelstoffwechsels. Für den Mensch hat Rubner selbst hervorgehoben, dass er normaler Weise durch Kleidung u. dergl. dafür sorgt, dass die chemische Wärmeregulation bei ihm nicht in Anspruch genommen wird, und dass er auch der Entwärmung auf gleiche Weise zu Hülfe kommt, wenn er bei hoher Temperatur arbeiten muss. — Wir sehen also überall, dass die Ableitung der Proportionalität zwischen Ruhestoffwechsel und $K^{2/3}$ aus der Wärmeregulation nicht durchführbar ist. —

Da wir nun gesehen haben, dass der Verbrauch bei der hauptsächlichsten Arbeit der Thiere, dem horizontalen Gang, sehr annähernd proportional $K^{2/3}$ geht, da ferner die Annahme, dass ein gesetzmässiges Verhältniss zwischen dem Ruhestoffwechsel der Muskeln und ihrem Durchschnittsverbrauch bei Arbeit bestehe, sehr plausibel ist, liegt es nahe, in dem der Oberfläche parallelen Wachsen des Verbrauchs für die Locomotion die wesentlichste Ursache des gleichen Ganges des Ruhestoffwechsels zu suchen. Bei v. Hoesslin wie bei Rubner finden wir Beläge für die Relation zwischen der Höhe des Arbeits- und des Ruhestoffwechsels. Ich kann im gleichen Sinne die Erfahrungen von Schumburg und mir an marschierenden Soldaten anführen. Im Laufe der Märsche, also wohl in Folge der ständigen stärkeren Muskelarbeit, stieg der Ruhestoffwechsel der jungen Männer, während gleichzeitig ihr Körpergewicht abnahm. Hier kann man immerhin annehmen, dass unter Fettschwund die Muskelmasse zugenommen habe, und dass die grössere Arbeit nur indirect, dadurch, dass sie das Wachsen der Muskeln anregte, den Ruhestoffwechsel gesteigert habe. Solche Annahmen reichen aber nicht mehr aus, wenn wir bei Hund VI

sehen, dass sein Ruhestoffwechsel nach vierwöchiger Arbeit von 837 auf 1111 Calorien gestiegen ist, also um 33 %, während gleichzeitig sein Körpergewicht von 29,38 auf 27,6 kg gefallen war [1]). Hier ist eine der Zunahme des Ruheverbrauchs auch nur einigermaassen entsprechende Zunahme der Muskulatur undenkbar. Wir haben hier einen directen Beweis dafür, dass bei andauernd stärkerer Arbeit der Ruhestoffwechsel zunimmt, dass also die Qualität der Muskeln sich derart ändern muss, dass der Ruheverbrauch grösser wird. Eine ähnliche qualitative Aenderung, welche zur Steigerung des Stoffwechsels in der Ruhe führt, scheint bei sehr reichlicher Zufuhr von Eiweiss, derart, dass dieses allein zur Deckung des Stoffbedarfs ausreicht, sich zu entwickeln. Pflüger fand bei seinen Versuchen an Katzen, dass die Steigerung des Stoffwechsels der Zunahme des Eiweissbestandes des Körpers proportional erfolgte; das ist aber keine allgemeine Regel: die Versuche von Frentzel und Schreuer [2]) ergaben eine die Zunahme des Stickstoffbestandes am Körper sehr erheblich übertreffende Zunahme der Oxydationsprocesse.

Die Labilität der activen Gewebe des Körpers, ihre Zersetzlichkeit im Ruhezustande ist also eine nicht unerheblich wechselnde. Sie nimmt zu in Folge stärkerer Beanspruchung und ist desshalb bei kleineren Thieren, welche für ihre Fortbewegung relativ mehr arbeiten

1) Man kann gegen diese Berechnung einwenden, dass der Hund bei den Ruheversuchen am 14. October 1893 nicht ganz nüchtern war. Er hatte vor sechs Stunden verzehrt:

42 g Reis, 17 g Fleischmehl und 7 g Fett,

eine Stunde darauf noch 150 g Rohrzucker. Die Resorption des Rohrzuckers verläuft ziemlich rasch, schneller jedenfalls als die einer äquivalenten Stärkemenge. Wir überschätzen daher sicher die bei diesem Versuche mitspielende Verdauungsarbeit erheblich, wenn wir sie so hoch veranschlagen, wie sie Magnus-Levy an dem gleichen Thier nach Aufnahme von 300 g Reis gefunden hat (dieses Archiv Bd. 55 S. 54 Tab. XXI). Hier betrug die Steigerung des Sauerstoffverbrauchs im Mittel von drei Versuchen 19,6 ccm pro Minute. Ziehen wir diese Zahl vom Ruheverbrauch (180,4 ccm O) ab, so bleibt als Ruheverbrauch 160,8 ccm O bei dem Resp.-Quot. 0,867. Hieraus berechnet sich unter der Annahme, dass der Zufuhr entsprechend 10 mg N pro Minute umgesetzt wurden, ein Kraftumsatz = 40,3 Cal. pro Kilogramm und 24 Stunden bezw. 988 Cal. pro Quadratmeter Oberfläche und 24 Stunden. Mit dieser sicher zu grossen Correctur ist der Verbrauch des trainirten Thieres immer noch um 18 % höher als zur Zeit anhaltender Unthätigkeit.

2) Frentzel und Schreuer, Der Nutzwerth des Fleisches. Engelmann's Archiv 1902 S. 282.

müssen als grosse, in gleichem Maasse gesteigert wie die Locomotionsarbeit, d. h. im Verhältniss des Quadrats der dritten Wurzel aus den Gewichten.

Mit der Annahme, dass die Beziehung zwischen $K^{2/3}$ und Horizontalbewegung die primäre, die zum Ruhestoffwechsel die secundäre ist, stimmt auch die geringere Abweichung des Stoffverbrauchs im Gehen von dem berechneten Mittelwerth. Die Extreme sind für den Verbrauch

im Gehen + 21 und — 15 %,
in Ruhe + 29 und — 13 %.

Wenn die Mechanik des Gehens, speciell die Grösse des einzelnen Schrittes für den Stoffaufwand entscheidend ist, muss, wenn wir den Verbrauch pro Kilogramm und Meter mit der Beinlänge, statt mit $K^{1/3}$ multipliciren, auch ein gleicher Werth für die Thiere verschiedener Grösse herauskommen. Leider habe ich die Messung der Beinlängen bei meinen 2 Versuchsthieren versäumt, und auch Dr. Slowtzoff hat sie nur in 4 Fällen ausgeführt. Für diese 4 Fälle stelle ich die Zahlen in Tab. VI zusammen. Es wurde das Mittel der Länge von Vorder- und Hinterbeinen genommen und damit der Verbrauch pro Kilogramm und Meter multiplicirt.

Tabelle VI.

Nummer des Hundes	Körpergewicht	Beinlänge (Mittel) cm	Verbrauch für horizont. Bewegung in Meterkilogramm		
			pro Kilogramm und Meter Weg	pro Kilogramm und Meter Weg multiplicirt mit	
				Beinlänge	$K^{1/3}$
I	5,05	32,5	1,14	37	1,95
III	10,57	36,7	0,66	24	1,46
IV	14,22	52	0,64	33	1,54
VII	36,6	74	0,48	35	1,58

Ausser bei der schwangeren Hündin III weichen die Ziffern der vorletzten Columne nur wenig von einander ab.

Recapitulirend sei zum Schlusse noch hervorgehoben:

1. Die Geschwindigkeit beeinflusst im Gegensatz zu Mensch und Pferd bei Hunden nicht sichtlich die Grösse des Stoffverbrauchs für die Wegeinheit.

2. Bei erhöhter Körpertemperatur ist der Stoffverbrauch des ruhenden Körpers und der für die Athemarbeit erhöht; die Muskeln leisten aber eine be-

stimmte Arbeit mit demselben Stoffaufwand wie bei normaler Temperatur.

3. Die Grösse des Verbrauchs für die einzelnen Leistungen der Muskulatur wird durch Uebung sehr erheblich herabgesetzt; die Uebung für eine bestimmte Arbeit bedingt aber keine Ersparniss bei andern nicht speciell geübten Arbeiten; mit der grösseren Uebung der Muskulatur geht eine Steigerung des Ruhestoffwechsels einher, ebenso wie mit überschüssiger Eiweissernährung.

(Aus dem pharmakol. Institute und der Poliklinik für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkranke an der Universität zu Breslau.)

Beiträge zur Kenntniss der Wirkung des Chinins auf das Gehörorgan.

Erster Theil.

Sind die Wirkungen des Chinins am Gehörorgan auf Circulationsstörungen zurückzuführen?

Von

Dr. K. Wittmaack.

Unsere Kenntnisse über die Wirkung des Chinins auf das Gehörorgan stützen sich einerseits auf klinische Beobachtungen, andererseits auf experimentelle Untersuchungen am Menschen und am Thier.

So gross die Zahl der beobachteten Allgemeinintoxicationen mit Chinin ist, so zahlreich die casuistischen Mittheilungen über Chininamaurose in der okulistischen Literatur auch sind, so spärlich ist die Zahl derjenigen Fälle, die vom otologischen Gesichtspunkte aus, wegen der bestehenden Störungen des Gehörorganes, genauer untersucht und beobachtet wurden. Ich sehe daher von einer genaueren Wiedergabe derjenigen Fälle, bei denen weder ein otoskopischer Befund erhoben, noch eine genauere Prüfung des Hörvermögens unternommen worden ist, ab, da sie für eine Erklärung der Wirkung des Chinins auf das Gehörorgan wenig Wert haben. Zu ihnen gehören, soweit ich habe ersehen können, sämmtliche Fälle von vorübergehender Schwerhörigkeit. Die über die Betheiligung des Gehörorganes bei diesen Fällen gemachten Angaben beschränken sich lediglich darauf, festzustellen, dass eine oft gleichzeitig mit einer Sehstörung einsetzende Taubheit bezw. Schwerhörigkeit, verbunden mit Ohrensausen und Schwindel, sich einstellte. Diese ging in der Regel schon innerhalb einiger Stunden bis Tage vollständig zurück. Die zu Grunde liegende Vergiftung war in bei Weitem der Mehrzahl der Fälle eine acute. Zurückbleiben dauernder Schwerhörigkeit findet sich weit seltener erwähnt.

Zu den Fällen dauernder Schwerhörigkeit gehören die in der specialistischen Literatur beschriebenen, von otiatrischer Seite aus beobachteten Fälle.

Soweit ich aus der mir zugänglichen Literatur ersehen kann, berichtet zum ersten Mal Roosa[1]) über einen Fall von dauernder Schwerhörigkeit nach Gebrauch grosser Chinindosen. Der Patient kam indessen erst, nachdem die Schwerhörigkeit schon Jahre lang bestanden hatte, in Behandlung. Ihre Deutung erscheint daher zweifelhaft, da Complication mit recidivirender Otitis externa und altem eingedickten Cerumenalpfropf (? Otitis med. des quamativa?) vorlag und eine genaue Hörprüfung nicht angegeben wurde.

Kirchner[2]) untersuchte — allerdings ebenfalls erst längere Zeit nach Einsetzen der Hörstörung — Personen, die erklärten, von grossen Chiningaben taub geworden zu sein. Er fand hierbei wiederholt eine ausgesprochene Trübung des Trommelfelles mit weisser, sehnenartiger Verfärbung, die er als Residuen eines chronischen Entzündungsprocesses in der Paukenhöhle auffasste. Die Hörprüfung ergab Mangel der Perceptionsfähigkeit für eine auf die Kopfknochen aufgesetzte tönende Stimmgabel und ferner mangelhafte Perception für hohe Töne. Sie wies demnach auf eine gleichzeitige Labyrinthaffection hin. Deren Ursache sucht er in Entzündungsprocessen und hiernach zurückgebliebenen Veränderungen.

Schwabach[3]) beschreibt einen Fall, den er mehrere Monate nach Eintritt der Schwerhörigkeit in Behandlung bekam. Die Hörstörung hatte sich im Anschluss an eine nicht näher erkannte fieberhafte Affection entwickelt, zu deren Bekämpfung Chinin und Salicylpräparate verordnet worden waren. Er konnte eine combinirte Störung des schallleitenden (Veränderungen am Trommelfell) und des schallpercipirenden Apparates (Fehlen der Kopfknochenleitung, Herabsetzung der Perception für die hohen Töne) feststellen. Gleichzeitig bestand Ohrensausen, Schwindel und Schmerzen im Ohr. Die Erkrankung des schallleitenden Apparates besserte sich während der Behandlung, die des schallpercipirenden dagegen nicht.

Ueber einen ähnlichen Fall berichtet Schilling[4]). Perron[5]) untersuchte nach mehreren Jahren einen Patienten, der drei Jahre lang im Anschluss am Malaria mit grossen Chinindosen behandelt worden und allmählich unter gleichzeitig bestehendem Ohrensausen und Schwindel schwerhörig geworden war. Er schliesst aus dem Trommelfellbefund auf eine chronische Mittelohrerkrankung, stellte daneben aber, namentlich auf der stärker befallenen Seite, eine Labyrinthaffection fest. Angaben über eine genauere Hörprüfung fehlen. Die Behandlung war erfolglos.

---

1) Roosa, Transact. of the americ. otol. society. Fifth annual meeting 1872.

2) Kirchner, Ueber die Einwirkung von Chinin und Salicylsäure auf das Gehörorgan. Berliner klin. Wochenschr. 1881 Nr. 49.

3) Schwabach, Ueber bleibende Störungen im Gehörorgan nach Chinin- und Salicylsäuregebrauch. Deutsche medic. Wochenschr. 1884 Nr. 11.

4) Schilling, Münchner ärztl. Intelligenzblatt 1883 Nr. 3.

5) Perron, Taubheit nach Chiningebrauch. Revue mens. de Laryng. etc. 1887 Nr. 11.

Einen weiteren Fall verdanken wir Dabney[1]. Durch Gebrauch einer einmaligen sehr grossen Chinindosis war vor fünf Jahren eine totale Taubheit hervorgerufen worden und nach deren Rückgang eine dauernde Schwerhörigkeit zurück geblieben. Auf Grund der Hörprüfung, der Intaktheit von Trommelfell und Tuben, hält Dabney das Labyrinth für den Sitz der Erkrankung.

Schliesslich berichtet noch Moos[2]) über einen Fall chronischer Chininvergiftung, die vor fünf Jahren im Verlauf einer Malaria sich entwickelt hatte und zu dauernder Schwerhörigkeit und Ohrensausen geführt hatte. Die otoskopische Untersuchung (unveränderte Trommelfelle), ebenso wie die Hörprüfung (Rinnescher Versuch positiv, starke Herabsetzung der Perception durch Knochenleitung und der hohen Töne) deuteten auf eine Affection des inneren Ohres.

Ziehen wir aus den angeführten klinischen Beobachtungen das Resumé, so müssen wir bezüglich der Fälle vorübergehender Schwerhörigkeit sagen: die Entwicklung der Hörstörungen unter starken subjectiven Gehörsempfindungen und Schwindel, ihr fast apoplectiformes Einsetzen bei schweren Fällen, der Rückgang bis zu vollständiger Wiederherstellung des Hörvermögens, hier meist verbunden mit einer analogen, nachweislich auf eine Affektion der Retina zurückzuführenden Sehstörung, das alles weist entschieden auf eine Functionsstörung am inneren Ohre hin; wenn auch bei diesen Fällen keine genauere otologische Untersuchung hierfür als sicherer Beweis angeführt werden kann (vergl. z. B. Roberts[3]), Gradenigo[4]), Uhthoff[5]) u. a.).

Hiermit stimmen die Ergebnisse der genauer otologisch untersuchten Fälle von dauernder Schwerhörigkeit nach Chininintoxication insofern überein, als bei ihnen allen eine Affection des innern Ohres festgestellt worden ist. Ihre Zahl ist allerdings im Verhältniss zur Zahl derjenigen Fälle, die nur von vorübergehenden Hörstörungen befallen wurden, recht klein. Gemeinsam ist diesen, dass sich die Hörstörung im Anschluss an längeren Gebrauch von grossen Chinindosen und im Gegensatz zum plötzlichen Einsetzen der vorübergehenden Schwerhörigkeit bei schwerer acuter Vergiftung

1) G. Dabney, Ein Fall von permanenter Taubheit, wahrscheinlich in Folge von Chinin. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 22 S. 33.

2) Moos, Handbuch der Ohrenheilkunde, herausgeg. von Schwartze, Bd. 1 S. 599. 1892.

3) Roberts, Lancet 1895. (Therapeut. Monatshefte 1895 S. 633.)

4) Gradenigo, Handbuch der Ohrenheilkunde, herausgeg. von Schwartze, Bd. 2 S. 599. 1892.

5) Uhthoff, Berliner klin. Wochenschr. 1890 Nr. 25.

mehr allmählich entwickelt hat. Bei einer Anzahl dieser Patienten bestand gleichzeitig eine Erkrankung des Mittelohres. Wenn man indessen erwägt, dass die Untersuchung bei allen diesen Fällen erst längere Zeit nach der Vergiftung vorgenommen werden konnte, so ist der Beweis eines directen Zusammenhanges dieser Mittelohrerkrankung mit der Giftwirkung schwer mit Sicherheit zu erbringen. Es könnte sich sehr wohl um eine langsam progrediente chronische Mittelohrerkrankung gehandelt haben, die zur Zeit der Intoxication sich noch im Initialstadium befand, noch keine merklichen Hörstörungen verursachte und sich erst späterhin unabhängig von der durch die specifische Giftwirkung bedingten nervösen Schwerhörigkeit im Laufe der Jahre weiter entwickelte (Fälle von Perron, Kirchner).

Es könnte aber auch eine Complication der durch die Chininmedication bekämpften fieberhaften Erkrankung mit einem acuten Mittelohrleiden vorgelegen haben, die neben der durch Chininwirkung bedingten Labyrinthschwerhörigkeit eine als Residuum zu deutende Mittelohrschwerhörigkeit zurück liess (Fall von Schwabach). Ja, selbst der Einwand, dass auch die Affection des inneren Ohres nicht auf Chininwirkung zurückzuführen sei, sondern unabhängig von ihr sich entwickelt habe, lässt sich für keinen der beschriebenen Fälle sicher widerlegen, denn auch die nicht mit Mittelohraffection complicirten Fälle kamen erst längere Zeit nach Einsetzen der Schwerhörigkeit zur Beobachtung. Ein absolut einwandsfreier, d. h. kurz nach Einsetzen einer unzweifelhaft durch Chiningebrauch verursachten Hörstörung otologisch untersuchter und dann für längere Zeit weiter beobachteter Fall existirt meines Wissens überhaupt nicht. Wir müssen daher aus den klinischen Beobachtungen schliessen, dass durch eine Chininintoxication zwar momentan erhebliche Hörstörungen, die sogar zur Bezeichnung Chinintaubheit Berechtigung geben, verursacht werden können, dass aber in der Regel ein vollständiger Rückgang erfolgt, und dass das Zurückbleiben dauernder Schwerhörigkeit, falls diese überhaupt auf eine Chininwirkung zurückzuführen ist, als Ausnahme zu betrachten ist.

Der Sitz der Schwerhörigkeit ist im innern Ohre zu suchen.

Ueber die Art der die Hörstörungen bedingenden Veränderungen geben uns indessen unsere klinischen Beobachtungen direct keinen Aufschluss. Es fehlt sowohl eine genaue otoskopische Untersuchung einer im Höhestadium der Intoxication befindlichen Person, als auch

eine pathologisch-anatomische bezw. mikroskopische Untersuchung des Gehörorgans eines durch Chinin ertaubten bezw. der Intoxication erlegenen Individuums. Ueber den Sectionsbefund im Labyrinth eines nach Gebrauch von Natron salicyl ertaubten Mannes berichtet Mc. Bride[1]). Er fand in der Schnecke keine Veränderungen, dagegen war in den Bogengängen der perilymphatische Raum mit Bindegewebsbündeln in verschiedener Dicke erfüllt.

Ein Analogieschluss aus der der Sehstörung zu Grunde liegenden Ischämie der Retina auf eine gleiche Circulationsstörung des häutigen Labyrinthes erscheint immerhin nicht unberechtigt.

Weitere Aufklärungen konnten experimentelle Untersuchungen geben. Bei der Untersuchung am Menschen konnte meist in der Höhe der verabreichten Dosen lange nicht so weit gegangen werden, als dies bei der Mehrzahl der klinisch beobachteten Intoxicationen der Fall war.

Die ersten Untersuchungen dieser Art stammen von Roosa[2]). Er fand bei drei Collegen, von denen zwei je 10, einer 15 Gran (0,9 g) Chinin nahmen, nach 1 bis $1^1/_2$ Stunden Röthung des Gesichtes, der Ohrmuschel, besonders des Ohrläppchens, Vollsein und Singen im Ohre, sowie stärkere Injection der Hammergriffgefässe. Hieraus glaubt er sich zu dem Schluss berechtigt, dass analoge Verhältnisse im Labyrinth anzunehmen seien und demnach die specifische Chininwirkung auf Hervorrufung einer Congestion beruhe. Diese Angaben Roosa's wurden indess durch die sorgfältigen Untersuchungen Guder's[3]), die an zwölf Herren (meist Mediciner) vorgenommen wurden, widerlegt. Die verabreichte Dosis betrug in der Regel 1,0 g. Das Eintreten einer Hyperämie im äusseren Gehörgange und im Trommelfell, Injection der Hammergriffgefässe, konnten in keinem der Fälle, weder in der angegebenen Zeit, noch später wahrgenommen werden; im Gegentheil ging in fünf Fällen eine vor dem Versuche sichtbar gewesene leichte Injection der Hammergriffgefässe in der gegebenen Zeit zurück. Subjective Gehörsempfindungen (Rauschen, Sausen, Klingen) traten durchgängig nach 1 bis $1^1/_2$ Stunden auf, während sich der ungünstige

1) Contrib. of the patholog. of the ear. Journ. of Anat. and Phys. vol. 4.

2) Roosa, Experiments concerning defects of Quinine upon the ear. Transactions of the american otological Society vol. 2 part. I. 1875.

3) Guder, Experimente über die Chininwirkung, insbesondere auf das gesunde menschliche Gehörorgan. Dissert. Berlin 1880.

Einfluss des Chinins auf das Gehörvermögen nach 2 bis 3 Stunden geltend machte. Die Hörstörungen gaben sich vor Allem in der Herabsetzung der Perceptionsfähigkeit für feinere Geräusche (Taschenuhr) zu erkennen, „deren Höhepunkt mit dem tiefsten Stand der Temperatur im äusseren Gehörgange zusammenfiel". Hörbeeinträchtigungen und subjective Geräusche gingen nach und nach innerhalb von 12 Stunden vollständig zurück. Gleichzeitig stellten sich bei acht Versuchspersonen Schwindelerscheinungen ein.

Mit diesen Ergebnissen stimmen die von Ferreri[1]) an 30 weiblichen, wegen Malaria in Behandlung stehenden Kranken vorgenommenen Untersuchungen gut überein. Sie bilden in zweierlei Richtung eine werthvolle Ergänzung. Erstens hat Ferreri sich nicht gescheut, verhältnissmässig recht grosse Chinindosen (bis zu 3—4 g innerhalb von 2 Stunden!) zu verabreichen, die zu sehr deutlich nachweisbarer Beeinträchtigung des Hörvermögens führten. Sodann wurde bei allen Untersuchten eine eingehendere Hörprüfung vorgenommen. Letztere ergab neben einer mehr oder weniger starken Herabsetzung der Perceptionsfähigkeit für die Uhr eine beträchtliche Herabsetzung der Perceptionsfähigkeit für die hohen Töne und bei Zuleitung vom Knochen aus, dabei positiven Ausfall des Rinne'schen Versuches. Das Maximum der Hörstörung zeigte sich nach 4 Stunden. Ausserdem bestanden laute subjective Gehörsempfindungen und Betäubungsgefühl. Die Wirkung einer Chinindosis von 3—4 g innerhalb 2 Stunden übertraf die von 2 g nicht in entsprechender Weise, so dass also die maximale Giftwirkung auf das Ohr beobachtet wurde. Besonders hervorhebenswerth erscheint noch die Thatsache, dass es trotz wiederholter Verabreichung dieser Dosen keinmal zu dauernden Hörstörungen kam, vielmehr sämmtliche Kranke wieder mit normalem Gehör entlassen wurden. Die Rückkehr des Hörvermögens erfolgte in der Regel innerhalb 24 Stunden nach Verabreichung der letzten Chinindosis.

Dasselbe Resultat erhielt Moos[2]) in einem Versuche.

In etwas anderer Art experimentirte Schulz[3]) an zehn jüngeren Medicinern. Er verabreichte das Chinin in sehr kleinen Dosen

---

1) Gherardo Ferreri, Sulle sesioni dell' orecchio dovute alla malaria. Firenze 1887.

2) Moos, a. a. O.

3) Schulz, Studien über die Wirkung des Chinins beim gesunden Menschen. Virchow's Archiv Bd. 109 S. 21.

(0,005 g bis 0,01 g) mehrere Wochen hindurch täglich bis zu einem Gesammtverbrauch von 0,2 g bis 0,3 g. Die hierbei beobachteten Störungen von Seiten des Gehörorganes waren verhältnissmässig gering. 6 mal wurde über meist nach wenigen Stunden wieder verschwundenes Ohrensausen geklagt; nur in einem Falle hielt dieses längere Zeit an, in der Regel am Abend wiederkehrend. Taubheitsgefühl, das eben so schnell wie das Ohrensausen zurück ging, wurde nur zwei Mal angegeben. Daneben wurden zuweilen Schmerzen stechender Art hinter dem Ohr und im Gehörgang angegeben. Trommelfelluntersuchungen und Hörprüfuug wurden nicht vorgenommen.

Die experimentellen Untersuchungen am Menschen lehren uns, dass gröbere, auf entzündliche Prozesse hindeutende Veränderungen in der Paukenhöhle bei der Chininintoxication nicht constant nachzuweisen sind; denn selbst die Richtigkeit der Roosa'schen Beobachtung zugestanden, deutet sie doch nur auf leichte Circulationsstörungen hin, die zur Erklärung der intensiven Ohrgeräusche und der Herabsetzung des Hörvermögens, wie sie bei Chininintoxication beobachtet wird, nicht hinreichen. Sehen wir doch nach Manipulationen im Gehörgang (Ausspritzen von Cerumen u. s. w.) und vor Allem nach der Bougirung der Tuben zuweilen noch intensivere Röthungen am Trommelfell, ja sogar kleine Petachien auftreten, ohne dass irgend welche Hörstörungen sich einstellen. In Uebereinstimmung mit den klinischen Beobachtungen deuten auch die experimentellen Untersuchungen am Menschen auf eine Störung im inneren Ohre hin. Besonders hervorzuheben ist, dass diese, wie es auch in der Regel bei den klinisch beobachteten Chininintoxicationen der Fall war, innerhalb verhältnissmässig kurzer Zeit (24 Stunden bis wenige Tage) vollständig zurück zu gehen pflegt, trotz Anwendung so grosser Dosen, dass die maximale Giftwirkung auf das Ohr erzielt wurde (Ferreri). Sie dienen somit zu einer Unterstützung der Einwände, die gegen die Beweiskraft der Fälle von dauernder Schwerhörigkeit nach Chiningebrauch erhoben werden mussten. Ueber die Art der zu Grunde liegenden Veränderungen geben sie uns, ebensowenig wie die klinischen Beobachtungen, Aufklärung. Der Schluss Roosa's aus der von ihm beobachteten Hyperämie der Paukenhöhle, deren regelmässiges Vorhandensein, wie gesagt, von späteren Untersuchern nicht bestätigt worden ist, auf einen Congestionszustand im Labyrinth erscheint nicht gerechtfertigt.

Bei dem Versuch, durch Experimente am Thier etwa der Hörstörung zu Grunde liegende pathologisch-anatomische Veränderungen aufzufinden, muss man sich von vornherein darüber klar sein, dass der Thierversuch nur als Ergänzung zur klinischen Beobachtung und experimentellen Vergiftung am Menschen dienen kann, und dass die etwa gefundenen Veränderungen mit Vorsicht und nur insoweit verwerthbar sind, als sie mit den klinischen Beobachtungen am Menschen überein stimmen. Der Nachweis einer durch das Chinin verursachten entsprechenden Hörstörung beim Thier ist — höchstens mit Ausnahme der Hunde und Affen — sehr schwierig, ja fast unmöglich. Auch muss, da beim Menschen Störungen von Seiten des Gehörorganes constant auftreten, falls die dargereichten Dosen nicht allzu klein blieben, ein ebenso constantes Vorkommen der etwa beim Thier sich findenden Veränderungen gefordert werden, wenn sie zur Erklärung für die angenommene Hörstörung verwerthet werden sollen. Das gilt jedenfalls, wenn ein analoges Verhalten des thierischen Gehörorganes vorausgesetzt wird: kommen doch beim Thiere in der Regel sehr hohe, ja tödtliche Dosen zur Anwendung.

Die ersten experimentellen Untersuchungen am Thier stammen von Kirchner[1]). Er vergiftete Kaninchen, Katzen, Hunde, Meerschweinchen und Mäuse mit grossen, meist tödtlichen Chinindosen. Sie wurden den Kaninchen, Katzen und Hunden durch die Schlundsonde, den Meerschweinchen und Mäusen durch subcutane Injection applicirt. Während die Hunde, Katzen, Mäuse und Meerschweinchen den verabreichten grossen Dosen innerhalb kurzer Zeit erlagen, zeigten sich die Kaninchen selbst verhältnissmässig grossen Dosen von 1,5 g Chinin muriat. gegenüber resistent. Sie wurden nach achttägiger Fütterung getödtet, doch fehlen leider Angaben darüber, auf welche Art dies erfolgte. Kirchner beschränkte sich zunächst nur auf makroskopische Untersuchung der herausgenommenen Schläfenbeine. Er fand hierbei bei sämmtlichen Thieren gleiche Veränderungen: Hyperämie und Ecchymosen der Paukenhöhlenschleimhaut; letztere indessen, wie er selbst hervorhebt, nicht regelmässig auf beiden Seiten; ausserdem konnte er „einige Male“ bei Hunden lebhafte Röthung und ein stark gefülltes, geschlängeltes Gefäss in der ersten Schneckenwindung beobachten. Er schliesst

1) Kirchner, a. a. O.

hieraus, „dass das Chinin an wichtigen Theilen des Gehörorganes Veränderungen hervorzurufen vermag, die das Hörvermögen nicht bloss hochgradig benachtheiligen, sondern auch gänzlich zerstören können. Die Betheiligung des inneren Ohres — des Labyrinthes — in seiner Gesammtheit an dem hyperämischen Zustande, der besonders in der Paukenhöhle stark ausgeprägt ist und zu Hämorrhagien führen kann, wird für längere Zeit nicht ohne schwere Schädigung der Endausbreitungen des Nervus acusticus ertragen werden“. In Ergänzung dieser Untersuchungen berichtet er noch in einer späteren Mittheilung [1]) über die mikroskopische Untersuchung der Gehörorgane der mit Chinin gefütterten Thiere. Sie hat ergeben: „Dass sowohl in der Schnecke als auch in den halbzirkelförmigen Canälen ausser bedeutender Füllung der Blutgefässe auch Extravasate an verschiedenen Stellen nachgewiesen werden konnten“.

Analoge Resultate erhielt Ferreri [2]), der Katzen durch subcutane Injectionen von salzsaurem Chinin tödtete und die unmittelbar post mortem entnommenen Schläfenbeine mikroskopisch in Serienschnitten untersuchte. Er gibt an, fast constante Blutungen im Labyrinth und im Stamme des Nerv. acusticus gefunden zu haben.

Hierdurch schien die Annahme Roosa's von einem Congestionszustande im Labyrinth eine neue wichtige Stütze gefunden zu haben. Es erscheint an sich zwar ganz plausibel, die in der Mehrzahl der Fälle schnell vorübergehende Schwerhörigkeit bei Chininintoxication auf eine einfache Hyperämie des Labyrinthes zurückzuführen, und für diejenigen wenigen Fälle, bei denen bleibende Störungen restiren, eine so erhebliche Steigerung, auf Grund irgend einer Prädisposition, anzunehmen, dass es zu kleinen Zerreissungen der feinen Gefässwände und somit zu kleinen Hämorrhagien kommt. Die Resorption und Organisation der Hämorrhagien würden dann zu den bleibenden Veränderungen führen können, die von Kirchner, Schwabach und Anderen als Ursache der bleibenden Gehörsstörungen angeschuldigt werden. Immerhin sind gegen die Annahme, dass diese beschriebenen hyperämischen Zustände und die gefundenen Hämorrhagien auf eine specifische Chininwirkung zurückzuführen sind, verschiedene Bedenken zu erheben.

---

1) Kirchner, Extravasate im Labyrinth durch Chinin- und Salicylwirkung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1883 Nr. 5.

2) Gherardo Ferreri, Le emorragie dell' orrecchio interno. Archivio Italiano di otologia etc. Bd. 12 H. 4. 1902.

Schon Jacoby[1]) machte bei der Besprechung der Kirchner-schen Arbeit darauf aufmerksam, dass es zweifelhaft bliebe, ob die sehr ausgesprochenen Suffocationserscheinungen, unter denen die mit Chinin vergifteten Thiere zu Grunde gehen, oder das Chinin selbst als Ursache der gefundenen Hyperämie bezw. Blutungen anzusprechen seien. Aehnliche Bedenken erhoben Moos[2]) und Gradenigo[3]).

Nun hat zwar Grunert[4]) den Versuch gemacht, diese Bedenken zu entkräften. Er tödtete eine Taube und eine Maus durch Strangulation und untersuchte die Schläfenbeine dieser beiden Thiere mikroskopisch in Serienschnitten. Er fand ebenso wie Kirchner Hyperämie und reichliche Blutergüsse in der Paukenhöhle; ja sogar in den perilymphatischen Räumen des Labyrinthes und in der Scala tympani konnte er ausgedehnte Blutextravasate nachweisen. Da es ihm indessen nicht gelungen war, experimentell durch Suffocation Blutergüsse auch in den endolymphatischen Räumen des Gehörorganes zu erzeugen, wie sie Kirchner erzielt hatte, hält er es trotzdem für wahrscheinlich, dass die von Kirchner nachgewiesenen Blutungen in den Ductus cochlearis hinein einer specifischen Giftwirkung zuzuschreiben seien.

Wenn man aber bedenkt, dass Grunert nur zwei Thiere untersuchte, Kirchner aber diese Blutungen in die endolymphatischen Räume offenbar nur vereinzelt gefunden hat, so kann man die Grunert'schen Befunde mit ebensoviel Recht gegen als für die Kirchner'schen Schlussfolgerungen verwerthen.

Das Gleiche gilt von den Untersuchungen Ferreri's. Scheint ihr erster Theil eine Bestätigung der Kirchner'schen Befunde zu geben, so gibt der zweite Theil einen Beweis für die Berechtigung des oben erwähnten Einwandes, denn in ihm weist er nach, dass beim Suffocationstod genau die gleichen Veränderungen im Labyrinth und Akustikus zu finden sind wie bei Chinintoxication. Dass er die Blutungen im Labyrinth nach Chinintoxication so auffallend constant fand, würde dann damit zu erklären sein, dass gerade bei Katzen die Vergiftungserscheinungen sehr schwere und die Respirationsstörungen während der Agone sehr ausgesprochen sind.

1) Jacoby, Archiv f. Ohrenheilk. Bd. 18 S. 305.

2) Moos, a. a. O.

3) Gradenigo, a. a. O.

4) Grunert, Zur Kritik der thierexperimentellen Ergebnisse Kirchner's u. s. w. Archiv f. Ohrenheilk. Bd. 45 S. 161 ff.

Der zweite Einwand stützt sich auf den Widerspruch zwischen den Sektionsbefunden Kirchner's in der Paukenhöhle und den otoskopischen Befunden, die bei den experimentell mit Chinin vergifteten Personen erhoben wurden. Eine Blutung ist hierbei niemals beobachtet worden, und die Beobachtung einer Injection der Hammergriffgefässe durch Roosa hat von anderer Seite keine Bestätigung gefunden.

Auch mit den Veränderungen an der Retina, die der Hörstörung analoge Störungen des Sehvermögens bedingen, sind die Kirchnerschen Befunde nicht vereinbar. Dass hier regelmässig eine ausgesprochene Anämie der Netzhaut vorhanden ist, ist zweifellos. Blutungen in der Netzhaut selbst sind meines Wissens klinisch niemals gefunden worden. Auch hierauf hin angestellte experimentelle Untersuchungen sind negativ ausgefallen. (Ulrich[1].)

Uhthoff[2]) schreibt: „Acute Entzündungsprocesse oder Blutergüsse in den Opticusstämmen oder stärkere Blutungen resp. seröse Ergüsse in die Sehnervenscheidenräume mit Strangulation des Sehnerven dürften für die Erklärung der Chininamblyopie nicht in Betracht kommen.“ Vorkommen von Blutungen in der Retina finde ich nicht erwähnt.

Schliesslich erscheint auch vom allgemeinen pharmakologischen Standpunkte aus die Annahme, dass das Chinin durch specifische Giftwirkung im Stande sei, Blutungen hervorzurufen, nicht erklärlich, da sonst eine blutungerzeugende Wirkung des Chinins bei Thieren niemals zu beobachten ist.

Wo beim Menschen derartige Störungen beschrieben wurden, handelte es sich in der Regel um kranke oder in ihrem allgemeinen Ernährungszustand stark beeinträchtigte Individuen.

Während also auf Grund der klinischen Beobachtungen und experimentellen Untersuchungen am Menschen als feststehend angesehen werden muss, dass der Sitz der bei Chininintoxicationen auftretenden Hörstörungen im Labyrinth gelegen ist, ist über die Art der zu Grunde liegenden Veränderungen noch keine Klarheit geschaffen. Vielmehr stehen sich hier zwei Anschauungen gegenüber,

---

1) Ulrich, Ueber Netzhautblutungen bei Anämie etc. v. Graefe' Archiv f. Ophthalm. Bd. 33 H. 2 S. 1.

2) Uhthoff, Ueber die Augenstörungen bei Vergiftungen. Graefe-Saemisch, Handbuch d. Augenheilk. 2. Aufl. Bd. 11 Cap. 22 Th. 2.

von denen die eine nach Analogie mit den der Sehstörung zu Grunde liegenden Circulationsstörungen eine Anämie der häutigen Theile des Labyrinthes annimmt, während die andere auf Grund der Kirchner'schen Untersuchungen eine Hyperämie, die in besonders schweren Fällen sogar zu Blutaustritten und entzündlichen Veränderungen führen könne, als Ursache für die Hörstörung anruft.

Eine Nachprüfung der Kirchner'schen Untersuchung erschien demnach als wünschenswerth; eine solche habe ich, einer Anregung meines Chefs, Herrn Prof. Kümmel, folgend, unternommen.

Ich habe eine grosse Anzahl von Thieren (Kaninchen, Katzen, Meerschweinchen) in ähnlicher Weise, wie dies Kirchner angibt, sei es durch Application der Schlundsonde, sei es durch subcutane Injection mit Chininum muriat., vergiftet. Ein Theil erhielt grosse, oft schon nach erstmaliger Application, sonst in der Regel nach zwei- bis dreimaliger Wiederholung tödtliche Dosen, ein anderer Theil ca. acht Tage hindurch kleinere Dosen, die bei einmaliger Application niemals tödtlich waren und kaum merkliche Vergiftungserscheinungen hervorriefen. Bei diesen Thieren erfolgte der Tod oft ganz unerwartet, meist sehr kurze Zeit nach Application der letzten Dosis. Die Empfindlichkeit der einzelnen Thiere gegenüber dem Gifte schwankt in weiten Grenzen; während z. B. im Allgemeinen 1,0 g Chinin. muriat. per Schlundsonde von Kaninchen meist noch überstanden wurde, trat einmal schon nach 0,5 g der Exitus ein. Bei subcutaner Injection war die tödtliche Dosis durchschnittlich etwas geringer. Zur Verabreichung durch die Schlundsonde wurde das Gift mit Gummiarabicum verrieben. Nach der subcutanen Injection kam es bei einigen Meerschweinchen, im Allgemeinen aber sehr selten, an der Injectionsstelle zur Bildung eines kleinen Abscesses, falls die Tiere noch einige Tage am Leben blieben.

Die Vergiftungserscheinungen, unter denen die Thiere zu Grunde gingen, waren die gleichen, wie sie Kirchner beschreibt. Die ersten Erscheinungen beginnen in der Regel $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde nach Application des Giftes damit, dass das Thier anfängt, taumelnde Bewegungen zu machen und beim Versuch zu laufen, hin und her schwankt. Dann macht sich in der Regel zuerst die lähmende Wirkung an den vorderen Extremitäten bemerkbar, so dass das Thier jetzt in ganz charakteristischer Haltung bei weit gespreizten Vorderbeinen mit dem Brustkorb aufliegt. Die Pupillen zeigen eine deutliche Erweiterung, und die Cornealreflexe werden schwächer.

Allmählich sieht man auch die hinteren Extremitäten versagen. Jetzt folgen eine Zeit hindurch, anfangs noch mit Erfolg, dann vergeblich ausgeführte Aufrichtungsversuche, bis das Thier schliesslich auf der Seite liegen bleibt mit mühsamer, vertiefter und stark beschleunigter Respiration. Die Pupillen sind jetzt maximal erweitert, Cornealreflexe und sämmtliche andere Reflexe gänzlich erloschen. Bei Kaninchen erfolgt in der Regel sehr bald, nach kurzem Opisthotonus und Streckkrämpfen der Extremitäten und nach einigen schnappenden Athmungsbewegungen der Exitus. Bei den Meerschweinchen und Katzen dagegen können, falls die verabreichte Dosis die eben tödtliche nicht zu sehr übertrifft, Opisthotonus und Streckkrämpfe Stunden lang anhalten, in kurzen, regelmässigen Intervallen wiederkehrend, bis sie dann allmählich aufhören und der Tod in gleicher Weise wie bei den Kaninchen erfolgt. Bei Katzen stellt sich ausserdem schon kurz nach der Application des Giftes unter kläglichem Geschrei eine sehr starke Salivation und auch Erbrechen ein. Die längere Zeit hindurch mit kleinen Dosen gefütterten Thiere gehen unter ähnlichen, aber meist längst nicht so intensiven Erscheinungen zu Grunde. Einige Thiere erlagen nach verhältnissmässig langer Zeit noch nachträglich der Vergiftung, nachdem sie sich anscheinend schon wieder etwas erholt hatten; sie wurden morgens todt aufgefunden.

Eine Hörstörung bei den vergifteten Thieren festzustellen, stiess auf sehr grosse Schwierigkeiten. Dass bei den mit grossen Dosen vergifteten Thieren auf der Höhe der Intoxication mit Erlöschen der Reflexerregbarkeit auch die Reaction auf akustische Reize schwand, beweist nicht das Vorhandensein einer auf Alteration des Gehörorganes zurückzuführenden Schwerhörigkeit bezw. Taubheit. Bei den mit kleinen Dosen während langer Zeit vergifteten Thieren hatte ich zwar zuweilen, namentlich bei Meerschweinchen, den Eindruck, als ob die Reaction auf akustische Reize (schrille Pfiffe, Zusammenschlagen zweier Schüssel u. dgl.) nicht mehr so prompt erfolgte wie zuvor. Doch war sie niemals völlig erloschen, so dass ich hierauf keinen grossen Werth legen möchte, da Täuschungen hierbei nicht ausgeschlossen sind. Einmal glaubte ich bei einer Katze eine Ueberempfindlichkeit gegen akustische Reize feststellen zu können.

Die Untersuchung der möglichst bald nach dem Tode herausgenommenen Schläfenbeine erfolgte mikroskopisch nach Anlegung von Serienschnitten.

Sie wurden in Müller-Formalinlösung fixirt, in Salpetersäure-Formalinlösung entkalkt, ausgewaschen, in steigendem Alkohol gehärtet und in Celloidin eingebettet. Die Färbung der angefertigten Serienschnitte erfolgte mit Hämatoxilin-Eosin, und auch nach van Gieson.

Schon die Untersuchung der Schläfenbeine des ersten Versuchsthieres machte mich auf einen Umstand aufmerksam, der zu groben Täuschungen Veranlassung geben kann und den Kirchner bei der Beurtheilung seiner Befunde nicht berücksichtigt zu haben scheint.

Der Versuch war folgender:

Kaninchen, 1700 g schwer. 21. October 1901. 0,8 g Chinin. mur. per Schlundsonde, zeigt hiernach mässig schwere Vergiftungserscheinungen, erholt sich nach ca. 1 Stunde wieder.

22. October 1901. 1,0 g Chinin. mur. per Schlundsonde. Exitus nach 40 Minuten unter schweren Vergiftungserscheinungen, wie sie oben beschrieben. Eine auf der Höhe der Vergiftungserscheinungen vorgenommene Besichtigung des Trommelfelles konnte an ihm keine Injection nachweisen.

Allgemeinsection: Kleine Petechien am Endokard und der Pleura, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine, beiderseits gleicher Befund: Zahlreiche frische kleine Blutungen in der Paukenhöhlenschleimhaut, erweiterte Gefässe, daneben aufgelagertes Blut an der Stelle, wo die Paukenhöhle vor der Fixirung eröffnet war. Im Labyrinth an mehreren Stellen aufgelagertes Blut so: in der Scala tympani, am Boden des Vestibulums, theilweise auch in den endolymphatischen Räumen, die am Boden des Vestibulums sich eröffnet erwiesen. Unzweifelhaft im Gewebe selbst liegende kleine Blutungen, analog denen in der Paukenhöhlenschleimhaut, sind im Labyrinth nicht aufzufinden.

In diesem Versuch hatte ich, ausgehend von dem Gedanken, eine bessere Fixirung zu ermöglichen, bevor ich die Schläfenbeine in die Fixirungsflüssigkeit einlegte, durch Wegnahme eines Theiles der Promontorialwand das Labyrinth eröffnet; der Versuch zeigt deutlich, dass es in diesem Falle ausserordentlich schwer, geradezu unmöglich war, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die gefundenen Blutanhäufungen ihre Entstehung Blutaustritten verdanken, die erst während der Eröffnung der Labyrinthkapsel, bei der eine Zerreissung der häutigen Wand des Labyrinthes nicht vermeidbar ist, zu Stande gekommen sind oder ob es sich thatsächlich um intra vitam entstandene Blutung handele. Denn ein wesentlicher Unterschied der post mortem entstandenen Blutansammlungen von einer intravitalen Blutung in der Anordnung der Blutkörperchen zu einander (Geldrollenbildung u. dgl.), sowie in dem Aussehen der einzelnen Blutkörperchen selbst (Degenerationsformen) ist kaum zu erwarten, wenn man bedenkt, dass die

Schläfenbeine in der Regel lebenswarm, unmittelbar post mortem fixirt wurden. Der wichtigste Punkt scheint mir der zu sein, dass wir für die Annahme einer intravitalen Blutung die Lagerung der Blutkörperchen, wenigstens theilweise, im Gewebe selbst verlangen müssen. Das war auch bei den Blutungen in der Paukenhöhlenschleimhaut der Fall; dagegen ist mir für reine Auflagerungen bei völliger Intactheit des unterliegenden Gewebes, sei es nun der Paukenhöhlenschleimhaut oder des häutigen Labyrinths, die Annahme einer post mortalen Entstehung wahrscheinlicher.

So kann man sich denn auch beim Anblick der von Kirchner[1]) gegebenen Abbildungen des Eindrucks nicht erwehren, dass es sich hier sehr wohl um reine Blutauflagerungen handeln könne. Auch spricht der Nachweis, dass das Blut aus einem grösseren Gefässe stammt, entschieden gegen eine intra vitam und für eine post mortal entstandene Blutansammlung, denn im ersteren Falle wäre es viel wahrscheinlicher, dass es sich um capilläre Blutungen oder mindestens um Blutungen aus kleinen, zartwandigen Gefässen handeln würde. Ich habe daher in den folgenden Versuchsprotokollen von einer Erwähnung unzweifelhaft aufgelagerter Blutungen auf intacter Paukenhöhlenschleimhaut, wie sie sich sehr häufig in der Umgebung der Stelle finden, an der diese, theils unabsichtlich, theils auch absichtlich, eröffnet worden war, abgesehen. Um aber das nachträgliche Hineingerathen von Blut in das Labyrinth zu vermeiden, habe ich von einer der Fixirung vorhergehenden Eröffnung desselben abgestanden. Die weiteren Versuche fielen nun folgendermassen aus:

I. Durch ein- bezw. mehrmalige Application grosser Chinindosen getödtete Thiere.

1. Kaninchen, 1500 g schwer. 21. October 1901. 0,8 g Chinin. mur. per Schlundsonde: bald leichte Vergiftungserscheinungen. — 22. October 1901. 1,0 g Chinin. mur. per Schlundsonde: mässig schwere Vergiftungserscheinungen, erholt sich indessen wieder. Keine Injection am Trommelfell. — 23. October 1901. Erscheint noch nicht wieder völlig munter. 0,8 g Chinin. mur. per Schlundsonde; schwere Vergiftungserscheinungen, denen das Thier schon nach 1/4 Stunde erliegt.

Allgemeinsection: Kleine Petechien an Pleura und Endokard, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbein: Beiderseits kleine Hämorrhagien der Paukenhöhlenschleimhaut; erweiterte Gefässe im linken Schläfenbein, ausserdem ziemlich reichliche

1) Kirchner, a. a. O.

Blutansammlung am Boden des Vestibulums, hereinreichend bis in die Scala vestibuli der Schnecke. Diese Blutansammlung ist frei in den perilymphathischen Räumen gelegen, während das häutige Labyrinth völlig intact erscheint. Bei ihrer Verfolgung durch die einzelnen Serienschnitte hindurch zeigt sich, dass sie an der Einmündungsstelle einer grösseren Knochenvene ihren Anfang nimmt. Rechtes Labyrinth intact.

2. Katze, 2100 g schwer. 23. October 1901. 1,0 g Chinin. mur. per Schlundsonde, ca. 2 Stunden lang anhaltende, schwere Vergiftungserscheinungen, von denen das Thier sich indessen allmählich wieder erholt. Trommelfell zeigt keine Injection. Einige Stunden nachher deutlich gesteigerte Reflexerregbarkeit. — 24. October 1901. Das Thier erscheint noch nicht wieder völlig erholt, hat schlecht gefressen. 0,5 g Chinin. mur. per Schlundsonde. Schon nach 20 Minuten Einsetzen schwerer Vergiftungserscheinungen, nach 50 Minuten Einsetzen intensiver, an Strychninintoxication erinnernder Krämpfe, die eine ganze Stunde anhalten, dann erfolgt Exitus in der beschriebenen Weise. Injection am Trommelfell war auf der Höhe der Vergiftung nicht nachzuweisen.

Allgemeinsection: Petechien an Pleura und Endokard, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Beiderseits, aber sehr vereinzelt, kleine Hämorrhagien der Paukenhöhlenschleimhaut.

Linkes Labyrinth: Neben stark gefüllten Gefässen in der Paukenhöhlenschleimhaut stark gefülltes Gefäss im Vestibulum; anscheinend eine Blutung im Akustikusstamme. Bei Verfolgung der Serienschnitte zeigt sich, dass das Blut einem an der Durchtrennungsstelle des Nerv. acusticus mit durchschnittenen grösseren Gefäss entstammt.

Rechtes Labyrinth: An der Einmündungsstelle des Aquaeductus cochleae geringe Anhäufung von völlig frei in den perilymphathischen Räumen liegenden rothen Blutkörperchen.

3. Meerschweinchen, 380 g schwer. 15. November 1901. 0,1 g Chinin. mur. subcutan. Schon nach 10 Minuten Einsetzen der Vergiftungserscheinungen, die sich nach 30 Minuten bis zum Einsetzen von Krämpfen wie bei dem zweiten Versuchsthier steigern, ca. 40 Minuten anhaltend. Dann erfolgt sehr bald der Exitus.

Allgemeinsection: Petechien in Pleura und Endokard, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbein: Beiderseits kleine Hämorrhagien in der Paukenhöhlenschleimhaut und Hyperämie derselben.

Links: Anscheinend eine Blutung im Akustikus, doch lässt sich bei Verfolgung der Serien feststellen, dass das Blut aus einem grösseren, am centralen Stumpf des Akustikusstammes durchschnittenen Gefässe stammt. Labyrinth beiderseits intact.

4. Katze, 2500 g schwer. 28. November 1901. 0,5 g Chinin. mur. per Schlundsonde; leichte Vergiftungserscheinungen. — 5. December 1901. 0,8 g Chinin. mur. per Schlundsonde. Mässig schwere Vergiftungserscheinungen, erholt sich wieder. Trommelfell ohne Injection. — 6. December 1901. Erscheint noch sehr apathisch,

reagirt auf laute akustische Reize sehr träge. — 13. December 1901. Erscheint wieder völlig erholt und reagirt gut. 1,0 g Chinin. mur. per Schlundsonde; noch etwas intensivere Wirkung wie am 5. December; erholt sich auch diesmal wieder. — 18. December 1901. Chinin. mur. 0,5 g subcutan. Hiernach Einsetzen schwerer Vergiftungserscheinungen, die indessen an Intensität wesentlich geringer sind als die des zweiten Versuchsthieres und bald in ein Stadium völliger Somnolenz mit völliger Reflexlosigkeit übergehen. Nach ca. 1 Stunde tritt unter allmählich schwächer werdender Respiration der Exitus ein.

Allgemeinsection: Keine Blutungen, auch nicht in Pleura und Endokard, auch keine älteren Heerde!

Schläfenbeine: Nur linkerseits einige kleine Hämorrhagien der Paukenhöhlenschleimhaut. Labyrinth beiderseits intact.

5. Kaninchen, 1350 g schwer. 9. Januar 1902. 1,0 g Chinin. mur. subcutan. Ziemlich schwere Vergiftungserscheinungen, von denen es sich am Abend anscheinend schon wieder erholt hatte. — Am 10. Januar 1902 morgens todt aufgefunden.

Allgemeinsection: Einige Petechien an der Pleura, sonst keine Blutungen.

Schläfenbein: Beiderseits chronische Mittelohreiterung, rechts mit Betheiligung des Labyrinthes. Nirgends Blutungen, weder im Mittelohr noch im Labyrinth.

6. Meerschweinchen, 410 g schwer. 15. Januar 1902. 0,01 g Chinin. mur. subcutan. Sehr schwere Vergiftungserscheinungen mit Krämpfen, von denen es sich am Abend schon wieder etwas erholt hatte; trotzdem Exitus während der Nacht.

Allgemeinsection: Petechien in Pleura und Endokard, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Beiderseits kleine Hämorrhagien der Paukenhöhlenschleimhaut und Hyperämie derselben. Beiderseits intactes Labyrinth; linkerseits sehr stark gefüllte Gefässe in der Schnecke.

7. Meerschweinchen, 460 g schwer. 10. Februar 1902. 0,1 g Chinin. mur. subcutan. Sehr schwere Vergiftungserscheinungen. Verhalten wie beim sechsten Versuchsthier.

Allgemeinsection: Kleine Petechien in Pleura und Endokard, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Beiderseits kleine und nur recht vereinzelte Hämorrhagien und Hyperämie der Paukenhöhlenschleimhaut. Labyrinthe intact.

8. Kaninchen, 1100 g schwer. 6. November 1901. 0,5 g Chinin. mur. subcutan. Keine auffälligen Vergiftungserscheinungen. — 7. November 1901. Morgens todt aufgefunden.

Allgemeinsection: Pneumonische Infiltrate beider Oberlappen. Petechien in Pleura und Endokard, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Nirgends Blutungen oder auffällige Hyperämie. Labyrinthe beiderseits intact.

II. Durch längere Zeit hindurch täglich verabreichte, kleinere Dosen vergiftete Thiere.

1. Kaninchen, 1200 g schwer. 7. November 1901. 0,5 g Chinin. mur. per Schlundsonde; leichte Vergiftungserscheinungen, erholt sich indessen wieder. — 8. November und 9. November 1901. 0,5 g Chinin. mur.; etwas deutlichere Vergiftungserscheinungen, von denen es sich wieder erholt. Keine Injection am Trommelfell. — 10. November 1901. 0,5 g Chinin mur. Verhalten wie am 9. November 1901. — 11. November 1901. 0,5 g Chinin. mur. Kurz danach erfolgte unter verhältnissmässig schweren Vergiftungserscheinungen schnell der Exitus.

Allgemeinsection: Reichliche Petechien in der Pleura.

Schläfenbeine: Beiderseits ziemlich reichliche kleine Hämorrhagien in der Paukenhöhlenschleimhaut, daneben stark gefüllte Gefässe, auch im Labyrinth.

Rechts: In den perilymphathischen Räumen der Scala vestibuli der letzten Schneckenwindung geringe Anhäufung völlig freiliegender rother Blutkörperchen, ohne Zerreissung der Wandung des Ductus cochlearis.

Links intactes Labyrinth.

2. Kaninchen, 2150 g schwer. — 25. October 1901. 0,5 g Chinin. mur. per Schlundsonde; nur leichte Vergiftungserscheinungen. Trommelfelle ohne Injection. — 26. October 1901. 0,5 g Chinin. mur. — 28. October 1901. 0,5 g Chinin. mur. — 29. October. 1901. 0,5 g Chinin. mur. — 31. October 1901. 0,5 g Chinin. mur. Wirft vier nicht ausgetragene, aber noch lebende Junge. — 1. November 1901. 0,5 g Chinin. mur., ebenso am 2. und 3. November. Gewicht 1 kg 530 g. — 5. November 1901. 0,5 g Chinin. mur., erscheint jetzt sehr ruhig, haart stark, frisst schlecht. — 6. November 1901. Morgens todt aufgefunden.

Allgemeinsection: Hypostasen in den Unterlappen der Lunge. Kleine Hämorrhagien in Pleura und Endokard. Sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Beiderseits nur einige stark gefüllt erscheinende Gefässe. Nirgends Blutungen. Labyrinth beiderseits intact.

3. Meerschweinschen, 450 g schwer. 7. November 1901. 0,5 g Chinin. mur. subcutan. Hiernach ausgesprochene Vergiftungserscheinungen; erholt sich indessen wieder. — 9. November 1901. 0,05 g Chinin. mur. subcutan, ebenso am 11. und 12. November, gefolgt von sehr leichten Vergiftungserscheinungen. — 14. bis 16. November täglich 0,05 g Chinin. mur.; erscheint nicht mehr völlig so munter wie vorher, verhält sich ruhiger, frisst schlechter. — 18. November 1901. 0,05 g Chinin. mur. — 19. November 1901. 0,1 g Chinin. mur.; nach 20 Minuten schwere Vergiftungserscheinungen, längere Zeit anhaltend, doch scheint es sich am Abend schon wieder etwas erholt zu haben. Morgens todt aufgefunden.

Allgemeinsection: Vereinzelte Petechien in Pleura und Endokard. Sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Beiderseits vereinzelte kleine Blutungen der Paukenhöhlenschleimhaut, vereinzelt auch stark gefüllte Gefässe. Labyrinthe völlig intact.

4. Meerschweinchen, 390 g schwer. 28. November 1901. 0,05 g Chinin. mur. subcutan; nur leichte Vergiftungserscheinungen. — 29. November 1901 *bis*

1. December je 0,05 g Chinin. mur. subcutan; sitzt auffallend ruhig, frisst schlechter. — 6. December 1901. 0,05 g Chinin. mur.; leichte Vergiftungserscheinungen. — 7. December 1901. Morgens todt aufgefunden.

Allgemeinsection: Keine Petechien in Pleura und Endokard; beginnende eitrige Peritonitis, nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Nirgends Blutungen in der Paukenhöhlenschleimhaut. Labyrinthe intact.

Ich hebe hervor, dass die angeführten Versuchsprotokolle in wesentlich abgekürzter Form wiedergegeben worden sind, und dass nur die wichtigsten Punkte aus den einzelnen Versuchsreihen erwähnt wurden. Eine etwas stärkere Füllung der einzelnen Gefässe der Paukenhöhle, und auch des Labyrinthes, als wir dies bei z. B. durch Chloroform getödteten Kaninchen zu sehen pflegen, ist in fast sämmtlichen Versuchen aufgefallen. Sie war im Allgemeinen um so ausgesprochener, unter je heftigeren Vergiftungserscheinungen (Krämpfe, Dyspnoë u. s. w.) die Thiere zu Grunde gegangen waren.

Wenn wir das Resultat dieser Versuchsreihen zusammenfassen sollen, so ist in erster Linie zu betonen, dass im Ganzen nur drei Mal (I 1 u. 2 und II 1) Blutansammlung im Labyrinth beobachtet wurde. Hierbei handelte es sich lediglich um frei in den perilymphatischen Räumen liegendes Blut, während die endolymphatischen Räume sowie die Wandungen des häutigen Labyrinthes sich in sämmtlichen Versuchen als völlig unverändert erwiesen. Hervorhebenswerth erscheint noch, dass sich bei Verfolgung der Blutansammlungen durch die einzelnen Serienschnitte mit grosser Wahrscheinlichkeit feststellen liess, dass das Blut aus einer in die perilymphatischen Räume mündenden grösseren Knochenvene bezw. der Vene des Aquaeductus cochleae entstammte. Kleine Blutungen in der Paukenhöhlenschleimhaut selbst sind dagegen ein fast regelmässiges Vorkommniss bei den der Chininintoxication erlegenen Thieren, ebenso eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene stärkere Füllung der Gefässe in Paukenhöhle und Labyrinth. Das Gleiche gilt für das Vorkommen von Petechien in Pleura und Endokard, während Blutungen in den übrigen Organen niemals aufgefunden wurden. Die Blutungen in der Paukenhöhlenschleimhaut sowohl als auch die in der Pleura und im Endokard finden sich am reichlichsten bei denjenigen Thieren, welche unter den heftigsten Vergiftungserscheinungen (Krämpfen, starker Dyspnoë) zu Grunde gingen (z. B. I 1, 2 u. 3 u. II 1), während sie bei solchen, die mehr allmählich dem der Vergiftung

folgenden allgemeinen Schwächezustand nach vorheriger anscheinender Erholung erlagen, zuweilen gänzlich vermisst wurden (z. B. I 8, II 4).

Blutergüsse im Akustikusstamm, wie sie von Ferreri beschrieben wurden, habe ich bei zwei Versuchsthieren (I 2 u. 3) aufgefunden. Auch bei diesen liess sich bei Verfolgung des Blutes durch die einzelnen Serienschnitte seine Herkunft aus einem offenbar mit dem Akustikus bei der Herausnahme des Gehirns durchschnittenen grösseren Gefässe feststellen. Veränderungen an den Gefässwänden, Proliferation des Endothels oder Aehnliches habe ich niemals auffinden können.

Bei der Besichtigung des Trommelfelles im Höhestadium der Intoxication habe ich niemals auffallende Injection oder gar kleine Petechien daran auffinden können. Die Untersuchung lässt sich bei Kaninchen und Katzen, wenn man vorher für Reinigung des Gehörganges Sorge getragen hat, mit einem langen engen Ohrtrichter in der Regel ganz gut durchführen.

Ich glaube demnach auf Grund dieser Untersuchungen zu folgenden Schlussfolgerungen berechtigt zu sein: Das Auftreten von Blutungen im Labyrinth bei den an Chininintoxication zu Grunde gegangenen Thieren ist, falls die oben erwähnten Blutanhäufungen überhaupt als intravital entstandene Blutungen aufzufassen sind, ein zum Mindesten seltenes Vorkommniss. Das Gleiche gilt von den von Ferreri erwähnten Blutungen in den Akustikusstamm. Kleine Blutergüsse in der Paukenhöhlenschleimhaut sowie stärkere Füllung der Gefässe in Paukenhöhle und Labyrinth sind, ebenso wie die Petechien in Pleura und Endokard, bei den unter heftigen Krämpfen und äusserst forcirten Athembewegungen zu Grunde gegangenen Thieren regelmässig aufzufinden. Dagegen können sie fehlen bei den Thieren, bei denen der Verlauf der Vergiftung weniger stürmisch war. Gerade dieser letztere Umstand legt den Gedanken nahe, die gefundenen Blutungen ebenso wie die starke Erweiterung der Gefässe nicht als auf specifischer Giftwirkung beruhend, sondern als secundäre aufzufassen. Als eigentliche Ursache würden dann die schweren Suffocationserscheinungen, unter denen die vergifteten Thiere zu Grunde zu gehen pflegen, und die durch sie bedingte intensive venöse Stauung anzunehmen sein. Für diese Annahme sprechen ferner der negative Ausfall der auf der Höhe der Intoxication vorgenommenen Trommelfelluntersuchungen und die Versuche

Grunert's, der die gleichen Veränderungen — starke Füllung der Gefässe in Paukenhöhle und Labyrinth, Blutungen in der Paukenhöhlenschleimhaut und Blutansammlungen in den perilymphatischen Räumen — bei erdrosselten Thieren nachweisen konnte. Einen weiteren Anhaltspunkt für diese Annahme bieten die Untersuchungen Ferreri's, der, wie schon erwähnt, bei den dem Erstickungstode erlegenen Thieren vollständig analoge Befunde erhob wie bei denen, die an einer Chininintoxication zu Grunde gegangen waren.

Bezüglich der Blutungen im Akustikusstamm ist ferner die Frage zu erwägen, ob sie überhaupt als intravitale Blutungen aufzufassen sind oder auf Täuschungen beruhen, dadurch entstanden, dass bei der Durchtrennung des Akustikusstammes, während der Herausnahme des Gehirns, sich Blut aus einem hierbei mit durchtrennten grösseren Gefässe nachträglich in den Nervenstamm ergossen hat. Ebenso könnten die Blutansammlungen in den perilymphatischen Räumen durch Hereinpressen von Blut aus einer prall gefüllten Knochenvene bezw. der Vene des Aquaeductus cochleae während der Herausnahme der Schläfenbeine erklärt worden.

Um auch hierüber völlige Klarheit zu erhalten, habe ich mich bemüht, in einer weiteren Versuchsreihe sämmtliche Fehlerquellen, die in dieser Beziehung Täuschungen hervorrufen konnten, auszuschalten. Zu diesen gehört z. B. auch die Application des Giftes mit Schlundsonde. Sie ist nur nach Aufspannen des Thieres auf einen Thierhalter möglich, wobei der Hals des Thieres von zwei eisernen Klammern umfasst wird. Fängt das Thier an sich zu sträuben und Abwehrbewegungen zu machen, so stösst es sehr leicht gerade mit dem Boden der Paukenhöhle gegen die beiden eisernen Klammern, und ich habe thatsächlich bei einer Katze lediglich nach dem Aufspannen, ohne dass ich ihr Chinin applicirt hatte, reichliche kleine Hämorrhagien in der Paukenhöhle feststellen können. Auch muss, falls die Thiere in das Krampfstadium verfallen, selbstverständlich Aufschlagen des Kopfes gegen den Boden oder die Wandung des Käfigs vermieden werden. Ich habe mich daher in dieser neuen Versuchsreihe stets der subcutanen Application des Giftes bedient. Ich schlug folgendes Verfahren ein: Die theils durch eine einmalige sicher tödtliche Dosis, theils durch längere Zeit hindurch verabreichte kleinen Dosen vergifteten Thiere wurden, kurz bevor der Exitus zu erwarten war, einmal durch Combination von Verblutung mit

Durchspülung des Gefässsystems (mit isotonischer Kochsalzlösung), in den übrigen Fällen einfach durch Entblutung nach Durchtrennung beider Karotiden und Jugularvenen getödtet. Hierdurch war die Möglichkeit des Zustandekommens einer stärkeren venösen Stauung im Gefässgebiet der Paukenköhle und des Labyrinths während der Agone ausgeschlossen. Um ferner bei der Herausnahme des Gehirns das nachträgliche Eindringen von Blut in den Akustikusstamm nach dessen Durchtrennung, und bei der Herausnahme der Schläfenbeine die Möglichkeit des Hereinpressens von Blut in die perilymphatischen Räume auszuschliessen, wurden zunächst die ganzen Köpfe der Thiere nach vorsichtiger Eröffnung der Schädelhöhle von Foramen magnum aus in die Fixirungsflüssigkeit übertragen und erst mehrere Stunden später, als also das Vorhandensein noch flüssigen Blutes innerhalb der Gefässe ausgeschlossen war, die Schläfenbeine selbst herauspräparirt. Ihre weitere Behandlung glich völlig der in den vorhergehenden Versuchsreihen angewandten. Die einzelnen Versuche gestalteten sich, ebenfalls in abgekürzter Form wiedergegeben, folgendermaassen:

I. Durch einmalige Application einer grossen Dosis getödtete Thiere.

1. Kaninchen, 1300 g schwer. Erhält 1,0 g Chinin. mur.; nach 1/2 Stunde schon schwere Vergiftungserscheinungen, nach 50 Minuten völlige Lähmung, Reflexlosigkeit, beschleunigte keuchende Athmung, so dass der Exitus nahe bevorstand. Tödtung durch Spülung.

Allgemeinsection: Vereinzelte kleine Petechien in der Pleura, sonst nirgends Blutungen.

Schläfenbeine: Beiderseits weder im Mittelohr noch im Labyrinth oder Akustikusstamm Blutergüsse.

2. Kaninchen, 1500 g schwer. Erhält 1,0 g Chinin. mur. Beginn der Vergiftungserscheinungen nach 1/2 Stunde. Nach zwei Stunden völlige Erschöpfung, so dass der Exitus bevorstand. Tödtung durch Durchtrennung beider Karotiden und Venae jugulares.

Allgemeinsection: Nirgends Blutungen, auch nicht in Pleura und Endokard.

Schläfenbeine: Beiderseits weder im Mittelohr noch im Labyrinth oder Akustikusstamm Blutergüsse.

3. Meerschweinchen, 380 g schwer. Erhält 1,0 g Chinin. mur.; getödtet nach 1 1/2 Stunde, als der Exitus bevorstand. Durchtrennung beider Karotiden und Venae jugulares.

Allgemeinsection: Nirgends Blutungen, auch nicht in Pleura und Endokard.

Schläfenbeine: Beiderseits weder im Mittelohr noch im Labyrinth oder Akustikusstamm Blutergüsse.

4. Maus. Erhält 0,05 g Chinin. mur. Nach 30 Minuten getödtet, als der Exitus bevorstand; analog wie 2 und 3.

Allgemeinsection: Nirgends Blutungen, auch nicht in Pleura und Endokard.

Schläfenbeine: Beiderseits weder im Mittelohr noch im Labyrinth oder Akustikusstamm Blutergüsse.

5. Maus. Erhält 0,05 g Chinin. mur. subcutan. Nach 60 Minuten getödtet, kurz bevor der Exitus zu erwarten; wie die vorhergehenden Versuchsthiere.

Allgemeinsection: Keine Blutungen, auch nicht in Pleura und Endokard.

Schläfenbeine: Beiderseits weder im Mittelohr noch im Labyrinth oder Akustikusstamm Blutergüsse.

II. Durch längere Zeit hindurch verabreichte kleine Dosen vergiftete Thiere.

1. Kaninchen, 1450 g schwer. Erhält täglich 0,3 g Chinin. mur. Am sechsten Tage eine Stunde nach Application der letzten Dosis Einsetzen schwerer Vergiftungserscheinungen, denen das Thier zu erliegen droht. Kurz bevor der Exitus zu erwarten, Tödtung durch Durchtrennung beider Karotiden und Venae jugulares.

Allgemeinsection: Nirgends Blutungen, auch nicht in Pleura und Endokard.

Schläfenbeine: Beiderseits weder im Mittelohr noch im inneren Ohre oder Akustikus Blutungen.

2. Meerschweinchen, 360 g schwer. Erhält täglich 0,025 g Chinin. mur. Am siebenten Tage 1/2 Stunde nach Application der letzten Dosis Einsetzen schwerer Vergiftungserscheinungen, denen das Thier zu erliegen droht. Tödtung wie bei 1.

Allgemeinsection: Nirgends Blutungen, auch nicht in Pleura und Endokard.

Schläfenbeine: Beiderseits weder im Mittelohr noch im inneren Ohre oder Akustikus Blutungen.

Diese letzte Versuchsreihe beweist einwandsfrei, dass auf specifische Chininwirkung zurückzuführende Blutungen in der Regel weder in der Paukenhöhle noch im Labyrinth oder Akustikusstamm vorkommen. Blutergüsse in der Paukenhöhlenschleimhaut bei Thieren, die der Chininintoxication erlagen, müssen, ebenso wie die Petechien in Pleura und Endokard, als agonale aufgefasst werden. Sie sind den

schweren Suffocationserscheinungen, unter denen die Thiere zu Grunde zu gehen pflegen, zuzuschreiben. In gleicher Weise muss, falls wirklich einmal eine unzweifelhafte Blutung in's Labyrinth oder den Akustikusstamm nach Chininintoxication beobachtet werden sollte, das Zustandekommen dieser erklärt werden. Aber auch die Annahme, dass das Chinin einen Congestionszustand in Paukenhöhle und Labyrinth hervorzurufen im Stande sei, entbehrt nach diesen Untersuchungen jeder sicheren Begründung. Denn es erscheint unzweifelhaft, dass die Erweiterung und starke Füllung der Gefässe in Paukenhöhle und Labyrinth, wie sie Kirchner beschreibt und wie ich sie bei den Versuchsthieren der ersten Versuchsreihe fand, ebenso wie die Blutungen in der Paukenhöhlenschleimhaut, auf agonale Veränderungen, vielleicht auch auf die Tödtungsweise oder dergl. zurückzuführen sind. Da es sich voraussichtlich bei einem durch specifische Chininwirkung unterhaltenen Congestionszustand in Paukenhöhle und Labyrinth um eine rein durch vasomotorische Störung bedingte stärkere Gefässfüllung, und nicht um entzündliche Hyperämie mit Emigration weisser Blutkörperchen, seröser Exsudation und anderen Entzündungserscheinungen einhergehend, handeln würde, so erscheint es unmöglich, einen exacten Nachweis ihres Vorhandenseins oder Fehlens durch eine post mortem angestellte Untersuchung zu erbringen. Denn wir kennen keine Tödtungsart, die eine agonale Veränderung im Füllungszustande der einzelnen Gefässe ausschlösse. Am ehesten wäre dies noch bei Tödtung durch einen elektrischen Schlag denkbar. Immerhin ist selbst dann die Fällung eines Urtheiles über den Füllungszustand der Gefässe durch mikroskopische Untersuchung oft recht schwierig. Auch eine directe Besichtigung der Paukenhöhle in vivo nach Entfernung des Trommelfelles verspricht keinen Erfolg, da durch diese Eröffnung schon Circulationsstörungen hervorgerufen werden müssen. Die Untersuchung des Trommelfelles selbst auf der Höhe der Intoxication hat weder beim Menschen (Guder) noch beim Thier (eigene Versuche) constant das Vorhandensein einer auf einen Congestionszustand hindeutenden Injection ergeben.

Wenn wir aber, wie dies sehr nahe liegt, nach Analogie der Veränderungen im Auge Circulationsstörungen auch im Labyrinth in Folge specifischer Chininwirkung annehmen wollen, so wird der Schluss auf eine der Ischämie der Retina entsprechende Ischämie

des häutigen Labyrinthes weit berechtigter erscheinen als der auf einen hyperämischen Zustand, ohne dass wir aber, wie gesagt, hierfür einen sicheren Beweis erbringen können. Mit dieser Annahme stehen weder die klinischen Beobachtungen noch die experimentellen Untersuchungen am Menschen, noch auch meine eigenen Untersuchungen am Thier, in Widerspruch.

(Aus dem pharmakol. Institute und der Poliklinik für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkranke an der Universität zu Breslau.)

Beiträge zur Kenntniss der Wirkung des Chinins auf das Gehörorgan.

Zweiter Theil.

Der Angriffspunkt des Chinins im Nervensystem des Gehörorganes.

Von

Dr. **K. Wittmaack,**
Assistent der Poliklinik für Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfkranke.

(Hierzu Tafel II.)

Die klinischen Beobachtungen und die experimentellen Untersuchungen am Menschen hatten uns gezeigt, dass der Grund für die bei Chininintoxication beobachteten Hörstörungen höchst wahrscheinlich in einer Alteration des inneren Ohres zu suchen ist. Experimentelle Untersuchungen am Thier hatten andererseits ergeben, dass gröbere pathologisch anatomische Veränderungen im Labyrinth nicht aufzufinden waren, und dass die von Kirchner und Ferreri beschriebenen Blutungen als Ursache für die beobachteten Hörstörungen nicht angeschuldigt werden können. So lag bei der unzweifelhaft nervösen Natur der Hörstörungen der Gedanke nahe, die central vom Ductus cochlearis gelegenen nervösen Theile des inneren Ohres, also in erster Linie die Ganglienzellen des Ganglion spirale einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen; zumal in der ophthalmologischen Literatur mehrfach berichtet ist, dass bei Sehstörungen nach Chininintoxication Veränderungen an den Ganglienzellen der Retina gefunden werden. Ich habe daher in einer weiteren Versuchsreihe bei einer grösseren Anzahl von Thieren, die mit Chinin vergiftet worden waren, die Ganglienzellen des Ganglion spirale daraufhin untersucht, ob sie im Verhalten der Nissl'schen Körperchen von den normalen abwichen.

A. Vorbemerkungen.

Untersuchungen über das Verhalten der Ganglienzellen des Ganglion spirale bei Färbung nach der Nissl'schen Methode liegen meines Wissens bisher noch überhaupt nicht vor, so dass einige Bemerkungen über die Technik und die Resultate der Methode mit besonderer Berücksichtigung unserer Ziele wohl am Platze sind.

Die Frage, ob die Nissl-Körper erst durch Einwirkung bestimmter Fixirungsmittel entstehen (Held) oder sich auch in frisch untersuchten Zellen finden (Lenhossek), ist noch unentschieden. Jedoch scheint aus den zahlreichen Untersuchungen so viel hervorzugehen, dass eine vorherige bestimmte Fixirung der zu untersuchenden Zellen zur Darstellung der Nissl-Körper, wenn vielleicht auch nicht absolut erforderlich, jedoch entschieden von grossem Werth ist. Ich habe daher von der Untersuchung an Zupfpräparaten, die ja zuweilen für Prüfung feiner Zellstructuren grosse Vortheile gewähren, abgesehen und die zahlreichen zur Darstellung der Nissl-Körper angegebenen Methoden auf ihre Verwendbarkeit für Schnittpräparate des Ganglion spirale nachgeprüft. Die ursprünglich von Nissl[1]) angegebene Methode bestand in Alkoholfixirung, Schneiden des nicht eingebetteten, auf Kork aufzuklebenden Blockes und Färbung der Schnitte mit Methylenblau. Sie hat dann späterhin theils von ihm selbst, theils von vielen Anderen, z. B. Teljatnik[2]), Marina[3]), Ewing[4]), Gothard[5]), Lord[6]), Goldscheider-Flatau[7]), sei es nun bezüglich der Fixirung und Einbettung, sei es bezüglich der Zusammensetzung der Farblösung oder der Differenzirungsflüssigkeit, verschiedene Modificationen erfahren. Neben ihr kamen vor Allem noch folgende Methoden in Betracht.

a) Die Ganglienzellenfärbung nach Lenhossek[8]): Fixirung in Formol,

1) Nissl, Ueber die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde. Tageblatt der Naturforscherversammlung zu Strassburg. 1885. Mittheilunge[illegible]r Anatomie der Nervenzellen. Allgemeine Zeitschrift für Psychiatrie Bd. 50. (1893) u. a.

2) Teljatnik, Modification der Nissl'schen Ganglienzellenfärbung. Neurol. Centralblatt Bd. 15. 1896.

3) A. Marina, Eine Fixationsmethode, bei welcher sowohl die Nissl'sche Nervenzellen- als die Weigert'sche Markscheidenfärbung gelingt. Neurolog. Centralblatt Bd. 16 S. 166. 1897.

4) J. Ewing, Studies of ganglion celle. New-York Med. Rec. tom. 53 p. 513. 1898.

5) Gothard, Modification de la méthode de Nissl. La Semaine médicale. t. 18 p. 230. 1898.

6) J. R. Lord, A new Nissl Method. Journ. of. ment. Sc. 1898.

7) Goldscheider-Flatau, Normale und pathologische Anatomie der Nervenzellen auf Grund der neueren Forschungen. Deutsche med. Wochenschrift 1897. Vereinsbeilage. Berlin 1898.

8) Lenhossek, Der feinere Bau des Centralnervensystems im Lichte der neueren Forschung. 2. Aufl. Berlin 1896.

Einbettung in Paraffin oder Celloidin, Färbung in concentrirter wässriger Thioninlösung und eventuell Gegenfärbung mit Erythrosin. Die Färbung mit Thionin oder auch Toluidin empfiehlt unter Anderen auch Buehler[1]), der ausserdem noch Färbung mit Anilinblau und Gegenfärbung mit Rubin oder auch Bordeauxroth mit gutem Erfolg anwandte, ferner Polumordwinow[2]), Boccardi[3]) und Goldscheider-Flatau[4]).

b) Die Methode von Held[5]), Fixirung in verschiedenen Flüssigkeiten, Paraffineinbettung, Vorfärbung mit Erythrosin und Färbung der Nissl-Körper mit einer acetonhaltigen Methylenblaulösung.

c) Die Rosin'sche Färbung mit Neutralroth[6]) nach vorheriger Fixirung in Formol und Celloidineinbettung und ferner

d) Die Färbung mit polychromem Methylenblau von Luithen und Sorgo[7]) nach Fixirung in Alkohol, Müller'sche Lösung oder Formol-Müller und Celloidineinbettung, die auch von Marcus[8]) bei Paraffineinbettung mit gutem Erfolg verwandt wurde.

Alle diese verschiedenen Methoden unterscheiden sich durch die Wahl verschiedener Fixationsmittel, Einbettungsweisen oder Farbstoffe von einander, doch zeigen sie deutlich, dass es im Allgemeinen mit einer ganzen Anzahl von Fixirungsflüssigkeiten, sowohl bei Paraffin, als auch bei Celloidineinbettung, und auch mit einer ganzen Zahl von Farbstoffen gelingt, die Nissl-Körper in der Ganglienzelle zur Darstellung zu bringen.

Ich habe nun die Mehrzahl dieser Methoden zur Darstellung der Nissl-Körper in den Ganglienzellen des Ganglion spirale nachgeprüft (Nissl, Lenhosseck, Held, Rosin, Luithlen-Sorgo), theilweise auch Combinationen derselben angewendet, in der Art, dass ich die Fixirung bezw. auch Einbettung von der einen, die Färbung von der anderen Methode wählte, und bin hierbei zu dem Resultat gekommen, dass sich eigentlich mit sämmtlichen Methoden auch in der Ganglienzelle des Ganglion spirale die Nissl-Körper zur Darstellung bringen lassen.

---

1) A. Buehler, Untersuchungen über den Bau der Nervenzelle. Verhandlungen der physikal. med. Gesellschaft Würzburg Bd. 30 S. 285. 1898.

2) Polumordwinow, Zur Färbungsmethode der Nissl-Körperchen. Ref. Centralblatt für Nervenheilkunde u. Psych. Bd. 22 S. 322. 1899.

3) G. Boccardi, Sopra una modificatione a metodi per la colorazione delle cellule nervose secondo Nissl. Monitore Zool. Ital. Anno 10 p. 141. 1899.

4) Goldscheider-Flatau, a. a. O.

5) Held, Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze.

6) Rosin, Ueber eine neue Färbungsmethode des gesammten Nervensystems nebst Bemerkungen über Ganglienzellen und Gliazellen. Neurolog. Centralblatt 1893 S. 802.

7) Luithlen u. Sorgo, Zur Färbung der Ganglienzellen. Neurolog. Centralblatt Bd. 17 S. 640. 1898.

8) Marcus, Ueber Nervenzellenveränderungen. Zeitschrift f. Heilkunde Bd. 31. N. F. Bd. 1 Heft 4. 1900.

Von den Fixirungsflüssigkeiten habe ich Müller-Formalinlösung mit Zusatz von etwas Eisessig den Vorzug gegeben. Recht gute Resultate erhält man auch mit Pikrin-Salpetersäure (gesättigte wässrige Pikrinlösung mit 2—3 % Salpetersäure; filtrirt!). Letztere hat den Vorzug, zugleich völlig zu entkalken.

Bei der Färbung gaben mir die schönsten Bilder die Methode nach Held und die Färbung mit Thionin (Lenhossek). Die Paraffineinbettung habe ich der Celloidineinbettung vorgezogen, weil es mit ihr gelingt, wesentlich feinere Schnitte zu erhalten, und in solchen die Farbenunterschiede zwischen Grundmasse des Protoplasmas und Nissl-Körper deutlicher hervortreten. Die Dicke der Paraffinschnitte darf 5 μ nicht überschreiten. Am zweckmässigsten erschien mir für die Färbung der Ganglienzellen des Ganglion spirale folgende Methode:

Unmittelbar nach dem durch schnelle Entblutung oder bei Meerschweinchen durch Decapitation mittelst einer grossen Knochenscheere herbeigeführten Tode wird das Schläfenbein herausgenommen und aus diesem wieder die Schneckenkapsel mit anhängenden Akustikusstamm herauspräparirt, an der untersten Windung eröffnet und in folgende Fixirungsflüssigkeit eingelegt:

Müller'sche Lösung . . . . 100,0 ccm,
Formalin . . . . 5,0 „
Eisessig . . . . 1—2,0 „ .

Nach 24 Stunden wird vorsichtig noch die ganze knöcherne Schneckenkapsel mittelst kleiner Knochenzange entfernt, so dass jetzt nur noch der Akustikusstamm mit der Schneckenspindel zur weiteren Verarbeitung übrig bleibt. Das Corti'sche Organ muss selbstverständlich hierbei zerstört werden. Es folgt jetzt zur völligen Entkalkung etwa noch vorhandener knöcherner Bestandtheile Uebertragung auf einige Stunden in eine Lösung von

Aq. dest. . . . . 100,0 ccm,
Formalin . . . . 5,0 „
Acid. nitr. pur. . . . . 1—2,0 „ .

Hierauf folgt Auswaschen in Wasser, Härtung in steigendem Alkohol. Entwässern in absolutem Alkohol, Uebertragen in Terpentinöl und Einbetten in Paraffin. Die höchstens 5 μ dicken Paraffinschnitte werden mit Hülfe des Wasseraufklebeverfahrens auf den Objektträger fixirt und nach Entfernung des Paraffins in bekannter Weisse nach Held folgendermaassen gefärbt:

Erythrosin 1,0, Eisessig drei Tropfen und 150 ccm Wasser circa drei Minuten lang. Abspülen mit Wasser. Färben in mässig erwärmter Lösung von Methylenblau B patent 375. Venetianische Seife 1,75, Wasser 1000,00, 5 % wässrige Acetonlösung 1000, ca. 2—4 Minuten lang. Abspülen mit Wasser, kurze Behandlung mit absolutem Alkohol. Xylol. Canadabalsam.

Die Erwärmung der Schnitte während der Färbung mit Methylenblaulösung bis zum Aufsteigen von Blasen, wie dies ursprünglich von Nissl angegeben wurde, habe ich nicht nur überflüssig, sondern sogar nachtheilig empfunden. Ich habe daher die Schnitte meist nur für die entsprechende Zeit in den Paraffinofen (55—60° C.) eingelegt, doch gelingt die Färbung auch ohne Erwärmen gut (vergl. Flatau-Goldscheider, Teljatnik).

Ebenso ist beim Ausbreiten der Schnitte auf erwärmtem Wasser eine zu hohe Temperatur zu vermeiden. Die Präparate selbst müssen möglichst bald

nach ihrer Herstellung untersucht werden. Beim Liegen pflegt die Färbung oft sehr schnell abzublassen.

Das Einhalten einer ruhigen Proportionalität zwischen Erythrosinfärbung einerseits und Methylenblaufärbung andererseits ist, falls man gute Resultate erzielen will, unerlässlich, und es erfordert im Anfang immer erst einige Uebung, das richtige Verhältniss in der Dauer der beiden Färbungen herauszufinden. Eine Ueberfärbung mit dem einen oder dem anderen Farbstoff lässt entweder die Nissl-Körper schlecht gefärbt oder das ganze Protoplasma der Zelle in blauem Farbenton erscheinen.

Bei richtiger Färbung und guter Differenzirung erscheinen die einzelnen Nissl-Körper als deutlich contourirte, blaue, meist rundliche, zuweilen auch polygonale oder mehr dreieckig gestaltete Gebilde, während die dazwischen liegende Grundsubstanz leuchtend roth hervortritt. Unter den einzelnen Nissl-Körperchen selbst kann man im Grossen und Ganzen zweierlei Formen unterscheiden. Die einen sind vorwiegend in der Peripherie der Zelle gelegene, zuweilen auch um ihren Kern gruppirte gröbere Körnchen, die sehr häufig in einem normalen Randschollenkranze bezw. Perinuclearringe angeordnet sind. Die anderen, an Zahl viel reichlicheren stellen weit zartere und feinere Körnchen dar, die zuweilen ebenso wie die gröberen Körnchen in concentrischen Schichten um den Kern angeordnet sind (conf. Fig. 1 bis 5 auf Taf. II). Ein Eindringen der Körperchen in die Fortsätze der Zelle, wie dies bei den protoplasmatischen Ausläufern der multipolaren motorischen Vorderhornganglienzellen der Fall ist, findet hier nicht statt (Fig. 1). Im Gegentheil scheint an diesen Stellen in der concentrischen Schichtung zuweilen eher eine kleine Lücke zu bestehen. Zur Feststellung der von Held mit seiner Färbungsmethode gefundenen Zusammensetzung eines einzelnen Nissl-Körpers aus einer grossen Zahl kleinster, theils grob, theils fein beschaffener Granula und einem dazwischen liegenden gerinnselartigen Bestandtheil fehlten mir die nothwendigen, besonders vorzüglichen Mikrotome und Mikroskopsysteme; es ist auch fraglich, ob bei der Kleinheit der einzelnen Zellen der Nachweis dieser allerfeinsten Structuren überhaupt technisch möglich ist. Immerhin wird der Analogieschluss von dem Bau der Körperchen in anderen Nervenzellen auf eine gleiche Zusammensetzung der uns interessirenden berechtigt sein.

Auch die roth gefärbte Grundsubstanz des Protoplasmas hat entschieden keine homogene Structur, sondern macht einen netzartigen Eindruck. Am nächsten stehen den Zellen des Ganglion

spirale in ihrem Baue die Ganglienzellen des Ganglion spinale (conf. die Abbildungen von Held, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1895, Anatomische Abth. Taf. XII. Fig. 2, und Flemming, Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 46 Bd. Taf. XIX. (1895.) Nissl, Neurol. Centralblatt 1894 S. 681 u. 684.)

Der Kern der Ganglienzellen erscheint bei richtiger Differenzirung ebenfalls roth gefärbt. Diese roth gefärbte Kernmasse ist in Form eines sehr deutlichen, oft vom Kernkörperchen nach der Peripherie des Kernes zu ausstrahlenden Netzgerüstes angeordnet. Roth gefärbt erscheint ferner noch die Kernmembran, während das Kernkörperchen einen blauen bis blauvioletten Farbenton annimmt und die Nebennucleolen bald noch blauviolett, bald fast gänzlich dunkelroth gefärbt sich zeigen.

Sämmtliche Zellen des Ganglion spirale zeigen den gleichen Bau, und ich habe nicht, wie man z. B. im Ganglion Gasseri zwischen hellen und dunklen Zellen, grobkörnigen und feinkörnigen unterscheiden kann, verschiedene Typen aufstellen können. Erhebliche Grössenunterschiede zwischen den Zellen der ersten und letzten Schneckenwindung, wie sie sich z. B. in der Retina zwischen den Zellen der verschiedenen Schichten finden, habe ich nicht constatiren können. Die Form der Zellen schwankt je nach der Schnittrichtung, in der sie getroffen sind. Die Mehrzahl zeigt ovale Gestalt; das Verhältniss des Längs- zum Querdurchmesser beträgt nach meinen Messungen bei der oben beschriebenen Fixirung (am Hunde; beim Meerschweinchen ist die Grösse dieselbe) 20—21 μ zu 18—18,5 μ. Daneben kommen auch häufig fast kreisrunde Zellen vor; ihr Durchmesser betrug durchschnittlich 18—19 μ. Schliesslich finden sich auch normaliter etwas unregelmässiger gestaltete Formen. Der Kern liegt meist in der Mitte der Zelle, doch ist eine seitliche Lagerung desselben normaliter nichts Ungewöhnliches. Vereinzelt finden sich auch von Nissl als chromophile bezeichnete Zellen, von deren Besprechung ich absehe, da ich mich der Ansicht anschliessen muss, dass ihr eigenthümliches Verhalten auf Einwirkung der Reagentien zurückzuführen ist.

Den grundlegenden Arbeiten Nissl's, die schon die Veränderung im Verhalten der Ganglienzellen bei Anwendung seiner Färbungsmethode unter den verschiedensten Einflüssen betonen, sind zahlreiche Untersuchungen über das Verhalten der Ganglienzellen bei den allerverschiedensten, ihre Lebensthätigkeit beeinflussenden

Einwirkungen gefolgt. So konnten schon im Jahre 1897 Goldscheider und Flatau[1]), gestützt auf die umfangreiche Literatur, den Versuch unternehmen, in einer Monographie eine Zusammenstellung der neuen Forschungen über die normale und pathologische Histologie der Nervenzellen zu geben. Fast gleichzeitig brachte Ewing[2]) in einer ausgezeichneten Arbeit eine sehr umfassende Zusammenstellung der damaligen Kenntnisse über pathologische Veränderungen der Nervenzellen, wie sie sich bei Nissl-Färbung zu erkennen geben, und einen Bericht über eigene Untersuchungen; ferner erschienen zahlreiche Arbeiten von Marinesco, Lugaro, van Gehuchten und Anderen. Auch die letzten Jahre brachten viele Untersuchungen über Nervenzellenveränderungen, die mit der Nissl'schen Methode nach den verschiedenartigsten Einwirkungen festgestellt wurden. Ich verweise auf die ausgezeichneten Zusammenstellungen von Obersteiner in den Jahresberichten über die Leistungen und Fortschritte auf dem Gebiete der Neurologie und Psychiatrie (1897—1901). Wir entnehmen diesen Arbeiten, dass die Einwirkungen, die zu deutlich nachweisbaren Veränderungen der Nervenzellen führen können, sehr zahlreich sind. Schon Nissl war es gelungen, nach Durchschneidung peripherer Nerven Veränderungen in den Ganglienzellen bereits 24 Stunden nach Vornahme der Operation festzustellen. Seine Beobachtungen wurden späterhin sowohl für motorische Nervenzellen von Flatau, Marinesco, Lugaro und Anderen als auch für sensible von Lugaro und Anderen bestätigt und erweitert: es darf als gesichert angenommen werden, dass den peripheren Nerven treffende traumatische Läsionen Veränderungen der zugehörigen Zellen nach sich ziehen können. Einen ähnlichen Einfluss üben zahlreiche Gifte aus, sei es bei chronischer Intoxication, z. B. Blei, Arsen, Phosphor, Antimon, Brom, Cocaïn, Nicotin, Antipyrin, Alkohol und andere, sei es bei subacuter maximaler Intoxication (Nissl) (Arsen, Blei, Trional, Phosphor, Veratrin, Alkohol, Argentum nitr., Strychnin, Morphin u. s. w.) oder auch bei acuter Vergiftung (Malonnitril, Strychnin und andere). Die deutlichsten Veränderungen zeigten in der Regel die durch subacute

---

1) Goldscheider-Flatau, Normale und pathologische Anatomie der Nervenzellen auf Grund der neueren Forschungen. Berlin 1898.

2) J. Ewing, Studies of ganglion cells. Archives of Neurolog. and Psychiopathol. vol. 1 Nr. 3 p. 263—463.

maximale Vergiftung getödteten Thiere. Hierunter versteht Nissl eine Vergiftungsart, bei der das Thier möglichst lange Zeit hindurch täglich ein bestimmtes Quantum Gift erhält, das gerade so bemessen ist, dass das Leben des Thieres durch die Einzeldosen noch nicht gefährdet wird. Die Dauer eines derartigen Versuches kann sich je nach der angewandten Giftart von wenigen Tagen bis auf Monate erstrecken. Der Versuch endigt mit dem Tode des Thieres. Ebenso wie die erwähnten Gifte wirken auch die Bakterientoxine und andere Toxine, z. B. das Tetanustoxin, das Toxin der Hundswuth, das Toxin des Bacillus botulinus, der Beulenpest u. s. w., so dass bei vielen acuten Infectionskrankheiten Veränderungen an den Ganglienzellen mit der Nissl-Färbung aufgefunden worden sind. Ferner pflegen noch alle diejenigen Affectionen, die die Zelle in ihrer Ernährung zu beeinträchtigen im Stande sind, zu Veränderungen zu führen, so die einfache Abschneidung der Blutzufuhr durch Compression oder Embolie der zuführenden Gefässe, Inanitionszustände, sowie die Ansammlung toxischer Substanzen im Blut durch Stoffwechselveränderungen, bei Urämie, Circulationsanomalien, Diabetes und dergl. Auch Einwirkung von hohen und niedrigen Temperaturen, Wasserentziehung und andere physikalische Einflüsse führen zu Alterationen der Nervenzellen, die sich in Abweichungen der Anordnung und des Aussehens der Nissl'schen Zellkörperchen gegenüber der normalen zu erkennen geben. Aehnliche Veränderungen sind auch bei den verschiedensten Erkrankungen des Nervensystems (Polyneuritis, Tabes dorsalis, Dementia paralytica, Paranoia u. s. w.) beschrieben worden. Untersuchungen über Veränderungen von Nervenzellen des Centralnervensystems bei Chininintoxication liegen nur von Camia[1]) vor. Er benutzte das Chinin in zwei Fällen als „krampferregendes“ Gift. Die Veränderungen, die er beobachtete, unterschieden sich von den durch andere krampferregende Gifte (Strychnin u. s. w.) hervorgerufenen nicht wesentlich. Er theilt die Zellveränderungen in drei Typen:

1. Zerfall und Schwund der chromatischen Schollen, diffus blaue Färbung des Protoplasmas und zuweilen des Kernes.

2. Kugelige Schwellung des Protoplasmas durch Auftreten einer farblosen Flüssigkeit, welche die Maschen ausdehnt und stellenweise

1) Camia, Rivista di patolog. nerv. e ment. September 1900.

einreisst, wahrscheinlich bedingt durch Veränderung osmotischer Vorgänge, und

3. Rundliche Auftreibung und Rarefication der chromatischen Schollen unter Erhaltung ihrer Masse und Färbkraft, offenbar auf nur leichte Affection hindeutend.

Ueberblicken wir die zahlreichen Untersuchungen, die sich mit den Veränderungen der Nervenzellen beschäftigt haben, so können wir sie in zwei grosse Gruppen eintheilen, von denen die eine die Untersuchungen menschlichen Sectionsmateriales umfasst, während die andere sich auf Befunde bei Thierexperimenten stützt. Der Werth der Untersuchungsresultate dieser beiden Gruppen scheint mir sehr ungleich zu sein. Wir müssen bedenken, dass die Untersuchung menschlichen Materiales in der Regel erst mehrere Stunden post mortem möglich ist, und dass der Vergleich der pathologischen Zellen mit völlig analog behandelten normalen, die dem gleichen Zelltypus angehören, immer auf sehr grosse Schwierigkeiten stösst. Allerdings fanden Levi[1]), Neppi[2]) und Colucci[3]), dass Leichenveränderungen an den Nervenzellen erst verhältnissmässig spät nach dem Tode sich einstellen (18 bezw. 24—48 Stunden); und Barbacci und Campi[4]), Faworski[5]), Ewing[6]) u. A. haben gezeigt, dass sich diese Leichenveränderungen in der Regel gut unterscheiden lassen von den Abnormitäten an Zellen, die im lebenden Zustande von Schädlichkeiten betroffen oder durch diese getödtet worden waren. Doch lässt sich andererseits nicht leugnen, dass bei der Complicirtheit der Untersuchungsmethode, bei dem Wechsel in der Schnelligkeit des Auftretens und im Grade der Leichenveränderungen, je nach äusseren Verhältnissen, eine erst mehrere Stunden post mortem vorgenommene Untersuchung ohne normales Controlpräparat nicht absolut einwands-

---

1) Levi, G. Alterazioni cadaveriche delle cellule nervose etc. Riv. di path. nerv. e ment. vol. 2 p. 18.

2) Neppi, Sulle alterazioni cadaveriche delle cellule nervose etc. Riv. di path. nerv. e ment. 1897 p. 152.

3) Colucci, Contribuzione alla istologica pathologica delle cellule nervose in alcune malattie mentali. Annali di Neurologia Bd. 15 p. 4.

4) Barbacci e Campi, Sulle lesione cadaveriche delle cellule nervose. Riv. di pathologia nerv. e. ment. Fasc. 8. 1897.

5) Faworski, Leichenveränderungen der Rückenmarkszellen des gesunden Thieres. Neurolog. Centralblatt 1900.

6) Ewing, a. a. O.

frei ist, und dass Irrthümer dabei nicht ganz ausgeschlossen sind. Ich glaube daher, dass das Bedenken vieler Autoren gegen die Verwerthbarkeit der Befunde bei Untersuchungen der Nervenzellen aus menschlichen Leichen eine gewisse Berechtigung hat; doch will ich gern zugeben, dass für geübte und erfahrene Untersucher schliesslich der stetige Vergleich mit einem normalen Controlpräparat nicht absolut erforderlich ist. Dagegen steht unbedingt fest, dass wir durch das Thierexperiment in der Lage sind, jene Fehlerquelle auszuschliessen. Es liegen in der That eine grosse Anzahl völlig einwandsfreier Untersuchungen vor, die keinen Zweifel mehr zulassen, dass an den Nervenzellen durch die verschiedensten traumatischen oder physikalisch-chemischen Einflüsse charakteristische Veränderungen entstehen, die mit der Nissl'schen Methode erkennbar werden. Hierbei ist es gleichgültig, ob man die Nissl'schen Körperchen auffasst als in vivo vorhandene Gebilde oder als Producte von Coagulationsprocessen im Protoplasma der frisch abgestorbenen Zelle, hervorgerufen durch eine bestimmte Behandlungsmethode. Nissl selbst sagt hierzu: „Sobald es feststeht, dass immer unter allen Umständen mit gesetzmässiger Gewissheit bestimmte von uns erkannte Voraussetzungen das Nervenzellenbild hervorrufen müssen, das wir geschildert haben, und wenn analoge Verhältnisse sich beim Zellkern finden, dann liegt es auf der Hand, dass jede Abweichung von diesem Bilde, die unter diesen Umständen erscheint, nur im Zustand der Zellen selbst liegen kann und in der Zelle allein ihre Ursache findet. Ob das, was wir unter den Apochromaten sehen, präformirt ist oder nicht, ist hinsichtlich der Verwerthung der gegenwärtigen Methode für die Nervenzellenpathologie vollkommen nebensächlich. Der Schwerpunkt der ganzen Frage liegt in dem Nachweis der Gesetzmässigkeit der Formen. Der Begriff des Kunstproductes kommt also hier gar nicht in Betracht..." Und späterhin: „Es unterliegt keinem Zweifel, dass von einer wissenschaftlichen Verwerthung der Abweichung vom Zellbild der Norm nur dann die Rede sein kann, wenn alle Voraussetzungen, die zu diesem Zellbild führen müssen, zutreffen. Es ist klar, dass nur beim Thiere alle diese Vorbedingungen voll und ganz zutreffen, aber nicht beim Menschen, wo, abgesehen von der Frage, ob normal oder nicht, namentlich die Zeit, die nach dem Tode bis zur Bergung der Objecte in den Fixirungslösungen verstreicht, unbestimmt ist." Hiermit sind die Forderungen, die wir für eine einwandsfreie Unter-

suchung stellen müssen, nämlich Fixirung unmittelbar post mortem und Vergleich mit einem analog behandelten Controlpräparat, genau präcisirt. Ein sicheres Urtheil über das Vorhandensein oder Fehlen charakteristischer Zellveränderungen ist nur möglich, wenn man die Zelle, an der pathologische Veränderungen erkennbar sind, mit der völlig gleich behandelten normalen Zelle des gleichen Typus — von Nissl als „Aequivalent“ bezeichnet — vergleicht. Die Wahl der Fixirungsflüssigkeit, der Einbettungs- und Färbemethode ist von untergeordneter Bedeutung.

Betrachten wir nun die mit Hülfe einer einwandsfreien Methodik am Nervensystem überhaupt von den verschiedenen Autoren gefundenen zahlreichen Veränderungen im Verhalten der Nervenzellen gegenüber den verschiedensten Einflüssen, so können wir als allen gemeinsam, immer wiederkehrend und bei Weitem am deutlichsten hervortretend das veränderte Verhalten der Nissl-Körperchen — der chromatischen Substanz der Zelle — feststellen. Durch ein Stadium mehr oder weniger deutlich ausgesprochener Unregelmässigkeiten in der Färbung, in der Lagerung, im Aussehen der Nissl-Körperchen gehen die Zellen allmählich mit Zunahme des schädigenden Einflusses in das der theilweisen Auflösung und späterhin sogar des gänzlichen Schwundes, — in das Stadium der Chromatolyse — über. Daneben finden sich beschrieben: Schwankungen in der Grösse der einzelnen Zellen, Quellungs- oder Schrumpfungsvorgänge, Vacuolenbildung, Homogenisirung der Protoplasmagrundmasse, Aenderungen in der Lage des Kernes, ja sogar Zerfall des Kernes und des Kernkörperchens. Es würde zu weit führen, hierauf des Näheren einzugehen; nur die Frage möchte ich noch berühren, ob wir in der Lage sind, aus der Art der gefundenen Veränderungen einen Schluss zu ziehen auf die Art der stattgehabten Einwirkung. Ich kann nach Durchsicht der Literatur nicht finden, dass etwa gewisse für die eine oder die andere Art des schädigenden Einflusses charakteristische Veränderungen regelmässig genug wiederkehren, um die Aufstellung bestimmter Typen zu rechtfertigen, die auf die Art der stattgehabten Schädigung (Vergiftung, Ueberhitzung u. s. w.) bestimmte Schlüsse erlaubten. Der gleichen Ansicht sind unter Anderen Juliusberger[1]), Monti[2]) und zahl-

1) Juliusberger, Bemerkungen zur Pathologie der Ganglienzelle. Neurol. Centralblatt 1896 S. 386.

2) Monti, Contribution à l'histologie pathologique de la cellule nerveuse. Arch. Ital. de biologie vol. 29. 1898.

reiche andere Autoren. Goldscheider und Flatau[1]) stellen dagegen auf Grund der von ihnen aufgefundenen Unterschiede in dem Verhalten einer normalen Zelle, einer mit Malonnitril vergifteten Zelle, einer Zelle nach Einwirkung hoher Temperatur und einer durch Amputation ihrer Nervenendigungen beraubten Zelle die Behauptung auf, dass es möglich sei, nicht bloss schlechthin eine Alteration der Zelle bei verschiedenen Schädlichkeiten nachzuweisen, sondern auch die Differenz bei verschiedenen Schädlichkeiten in einer und derselben Zellspecies. Immerhin ist demgegenüber das Bedenken berechtigt, ob nicht auch hier die gefundenen Unterschiede mehr auf Verschiedenheiten in der Intensität des schädigenden Einflusses als auf solche in seiner Art zurückzuführen sind.

Nissl[2]) vertritt indessen ebenfalls den Standpunkt, dass jedes der von ihm verwandten Gifte (Arsen, Trional, Tetanustoxin, Blei, Phosphor, Silber, Morphium, Nicotin, Strychnin, Veratrin) auf die Nervenzellen in einer ganz bestimmten specifischen Weise eingewirkt habe, so dass bei Anwendung verschiedener Gifte deutlich von einander unterscheidbare Zellveränderungen auftreten. Doch gilt das nur für acute bezw. subacute maximale Vergiftungen. Bei chronischer Vergiftung mit den verschiedenen Substanzen zeigten die Zellen äusserst gleichartige Veränderungen.

Schliesslich möchte ich noch erwähnen, dass sich bezüglich der Deutung der Nissl-Körperchen zwei Ansichten gegenüber stehen. Die Einen fassen sie einfach als aufgespeichertes Nährmaterial der Zellen auf (Marinesco, Camia, Benda, Juliusberger, Cox u. A.), die Anderen neigen zu der Ansicht, dass ein bestimmter Functionszustand der Zelle seinen Ausdruck im Verhalten der Chromatinkörperchen finden muss (Luxenberger, Goldscheider-Flatau u. A.).

Einen vermittelnden Standpunkt nimmt Nissl[3]) ein. Er betont, dass auf Grund der zahlreich vorliegenden Untersuchungen angenommen werden muss, „dass die zwischen Gift und Nervenzelle vorhandenen directen Beziehungen in erster Linie chemischer oder physikalischer oder chemischer und physikalischer Natur sind. Die

---

1) Deutsche med. Wochenschrift. 1897.

2) Nissl, Die Hypothese der specifischen Nervenzellenfunctionen. Zeitschrift f. Psychiatrie Bd. 54.

3) Nissl, Nervenzelle und graue Substanz. Münchner med. Wochenschrift 1900 Nr. 31 und 32.

beim Giftversuch sowie bei vielen anderen experimentell gesetzten Noxen oder bei krankhaften Processen nachweisbaren Nervenzellenveränderungen sind in erster Linie der Ausdruck der durch die einzelne Schädigung hervorgerufenen Störung des stofflichen Gleichgewichts in der Nervenzelle. Erst in zweiter Linie ist die Frage zu entscheiden: inwieweit ist die veränderte Zelle der Ausdruck der durch das einverleibte Gift oder durch andere Schädlichkeiten oder durch krankhafte Processe hervorgerufenen nervösen Störung?“ Auch konnte er feststellen, dass das gleiche Gift die verschiedenen Nervenzellen in verschiedener Weise beeinflusst, so dass bald mehr die Hirnrindenzellen, bald mehr die motorischen Vorderhirnzellen oder die Spinalganglienzellen von der Giftwirkung getroffen werden.

B. Eigene Untersuchungen.

Bevor ich mich der Besprechung meiner eigenen Versuche zuwende, sei es mir gestattet, bei den nahen Beziehungen, die zwischen den Störungen des Auges und des Ohres bei Chininintoxication bestehen, noch auf einige Untersuchungen von ophthalmologischer Seite aufmerksam zu machen. Die Untersuchungen Holden's[1]) erstrecken sich lediglich auf secundäre Degenerationen. Er tödtete mit Chinin vergiftete Hunde, nachdem sie sich völlig von den übrigen Vergiftungserscheinungen wieder erholt hatten, in allmählich — vom Tage der Vergiftung an gerechnet — grösser werdenden Zeiträumen. Er fand ausgesprochene Veränderungen vom 9. Tage an, allmählich zunehmend und den höchsten Grad erreichend bei Hunden, die nach 42 bezw. 46 Tagen getödtet wurden. Er konnte ausgedehnte Degeneration der Ganglienzellen in der Retina und ihrer Achsencylinderfortsätze, aus denen die centripetalen Sehnervenfasern herkommen, feststellen, musste es indessen dahingestellt sein lassen, ob diese auf die Alteration der Gefässe und die hierdurch bedingte Behinderung der Nahrungszufuhr oder auf specifische Giftwirkung zurückzuführen seien. Hierbei hebt er besonders hervor, dass er nur eine Contraction der Netzhautgefässe feststellen konnte, aber niemals Verdickung der Gefässwände selbst oder Proliferation des Endothels fand. Von dem Vorkommen einer Gefässverschliessung durch Thrombose konnte er sich nicht überzeugen.

Druault[2]) hingegen untersuchte die Ganglienzellen der Retina zu einer Zeit, wo noch deutliche Sehstörungen vorhanden waren und die vergifteten Thiere sich entweder auf der Höhe der Intoxication befanden (nach ca. 10—16 Stunden)

1) Holden, Die Pathologie der experimentellen Chininamblyopie. Archiv f. Augenheilkunde Bd. 39 S. 139.

2) Druault, Recherches sur la Pathogénie de l'Amaurose quinique. Paris 1900.

oder mindestens noch in dem nachfolgenden Schwächezustand, in dem das Sehvermögen noch nicht zurückgekehrt war (nach 24 Stunden); zuweilen auch unmittelbar nach dem durch die Vergiftung herbeigeführten Tode. Seine Untersuchungen lassen nun sehr ausgesprochene, unzweifelhaft primäre, der specifischen Giftwirkung zuzuschreibende Veränderungen in den Ganglienzellen der Retina bei der Färbung auf Nissl-Körperchen erkennen. Sie geben sich vorwiegend durch die verschiedenen Stadien des als Chromatolyse beschriebenen Zerfalls der einzelnen Körperchen zu erkennen.

Zu ähnlichen Resultaten kommt Birch-Hirschfeld[1]): auch er konnte bei experimenteller Vergiftung mit Chinin bei Kaninchen und Hunden ausgesprochene Veränderungen in den Ganglienzellen der Retina nachweisen.

Die beiden letzten Autoren suchen auf Grund ihrer Untersuchungen die Erklärung für die bei Chininintoxication beobachteten Sehstörungen in einer directen Schädigung der Ganglienzellen durch das Gift.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf eine grössere Anzahl von Meerschweinchen, Kaninchen und Hunden, die, ähnlich wie bei den Versuchen des ersten Theiles, bald durch grosse einmalige Dosen, eventuell mit Wiederholung der Vergiftung nach längeren Intervallen, bald durch täglich verabreichte kleinere Dosen von Chinin. hydrochloricum in subcutaner Application vergiftet wurden (Nissl'sche subacute maximale Vergiftung). Die Vergiftungserscheinungen bei Meerschweinchen und Kaninchen sind bereits im ersten Theile der Arbeit geschildert worden. Hunde habe ich diesmal mit zur Untersuchung herangezogen, weil einmal durch die Untersuchungen von Holden, Druault u. A. die besondere Empfindlichkeit des Seh- und Gehörorgans dieser Thiere bei Chininvergiftung festgestellt worden war, und weil andererseits dies die geeignetsten Thiere dazu sind, sowohl eine vorhandene Ischämie der Retina festzustellen als auch eine Prüfung des Gesichts- und Gehörsinnes vorzunehmen. Während es bei Kaninchen und Meerschweinchen nie, bei Katzen oft höchst unsicher gelingt, eine Taubheit oder Blindheit zu constatiren, stösst dies bei Hunden, die man vorher während einiger Tage beobachtet hat, auf keine Schwierigkeiten, wenn die Störung des Gesichtssinnes und des Gehörs hohe Grade erreicht. Ob leichtere Hör- oder Sehstörungen vorhanden bezw. nach Ueberstehen einer völligen Taubheit zurückbleiben, dies zuverlässig nachzuweisen scheint mir auch bei Hunden nicht möglich zu sein. Daher bin ich von einer Prüfung

1) A. Birch-Hirschfeld, Beitrag zur Kenntniss der Netzhautganglienzellen unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen. Graefe's Archiv Bd. 50. 1900.

auf das Vorhandensein secundärer Degenerationen, wie sie Holden für das Auge gefunden hat, zunächst noch abgestanden, denn es ist mir in keinem Falle gelungen, trotz der hierauf gerichteten Bestrebungen, durch allmähliches Steigern der dargereichten Giftdosis eine dauernde Taubheit bei einem Hunde hervorzurufen. Sämmtliche Hunde erschienen zwar 24 Stunden nach Ueberstehen einer Vergiftung mit einer grossen Dosis völlig taub und blind, aber schon nach weiteren 24 Stunden waren in der Regel Störungen hohen Grades nicht mehr nachweisbar; nur einmal hielt die Taubheit mehrere Tage an. Ob und inwieweit mässig starke oder leichte Gehörs- oder auch Gesichtsstörungen zurückblieben, darüber habe ich mir, wie gesagt, niemals ein klares Urtheil bilden können. Ich bediente mich auch hier der subcutanen Applicationsmethode, habe aber in der Regel nach der Empfehlung von Holden das Thier nicht auf einmal mit der gesammten ihm zugedachten Dosis vergiftet, sondern zunächst nur $^2/_3$ oder $^3/_4$ davon und den Rest einige Zeit später ihm injicirt. Die Zeitangaben über das Einsetzen der Vergiftungserscheinungen zählen von der ersten Injection an. Einen grossen Uebelstand, das Vorkommen von oft sehr ausgedehnten Abscessen an der Injectionsstelle, habe auch ich bei den Hunden oft nicht vermeiden können. Einmal habe ich vergleichsweise neben Chinin. hydrochloricum eine entsprechende Dosis des Chinin. bimuriaticum carbamidatum, das von Holden empfohlen wurde, injicirt. Doch konnte ich keinen wesentlichen Unterschied, weder in der Giftwirkung noch auch im mikroskopischen Befund, feststellen. Ich habe daher für die weiteren Versuche am Chinin. hydrochloricum festgehalten.

Die Vergiftung beim Hunde verläuft folgendermaassen. Kurze Zeit nach der Application der Dosis tritt Erbrechen und starke Salivation ein, circa eine Stunde anhaltend. Jetzt beginnen sich die Pupillen etwas zu erweitern; das Thier fängt an zu taumeln. Die Erweiterung der Pupillen schreitet fort und erreicht circa nach sechs bis sieben Stunden ihren Höhepunkt; gleichzeitig erlöschen der Cornealreflex und die übrigen Reflexe. Ebenso stellen sich, ganz analog der Vergiftung bei Kaninchen und Meerschweinchen, Lähmungen der Extremitäten mit anfangs noch erfolgreichen, späterhin vergeblichen Aufrichtungsversuchen ein. In diesem Stadium liegt das Thier bewusstlos auf den Boden, reagirt weder auf Licht noch auf Gehörseindrücke. Doch ist selbstverständlich hieraus noch nicht der Schluss auf Taubheit oder Blindheit berechtigt, da überhaupt eine allgemeine,

Reactionslosigkeit vorhanden ist. War indessen die verabreichte Giftdosis keine tödtliche, so beginnt jetzt allmählich ein Rückgang der schweren Vergiftungserscheinungen einzutreten. Die Reflexe und Bewusstseinsäusserungen kehren wieder, und die Lähmungen der Extremitäten gehen so weit zurück, dass das Thier nach ca. 24 Stunden wieder im Stande ist, sich aufrecht zu erhalten. Dagegen bleibt die Erweiterung der Pupillen noch längere Zeit bestehen. In diesem Stadium nun tritt die vorhandene Taubheit und Blindheit sehr deutlich hervor. Das Thier selbst verspürt keine Neigung, sich fortzubewegen, sondern sucht sich in einer Ecke des Zimmers niederzulegen, nöthigt man es indessen zum Laufen, so schwankt es hin und her, am ehesten dem Verhalten eines Menschen im schweren Rauschzustande vergleichbar. Hierbei hält es die Schnauze gegen den Boden gerichtet und bemerkt, wenn es der Wand oder einem Tischbein oder dergleichen zuläuft, dies nicht eher, als bis es mit der Schnauze daran stösst. Ebenso gelingt es nicht, durch intensive Gehörseindrücke eine Reaction des Thieres auszulösen, während die Reaction gegenüber sonstigen sensorischen Eindrücken wieder zurückgekehrt ist. Nach weiteren 24 Stunden hingegen erkennt man meist deutlich, dass das Seh- und Hörvermögen schon wesentlich gebessert ist, und nach nochmals weiteren 24 Stunden ist eine Herabsetzung des Hör- bezw. Sehvermögens meistens nicht mehr deutlich nachweisbar. War die verabreichte Giftdosis nicht so gross bemessen, dass sie die beschriebenen schweren Vergiftungserscheinungen hervorrief, so gelang es nicht, eine deutliche Herabsetzung des Hörvermögens festzustellen.

Die Veränderungen am Augenhintergrund hatte Herr Privatdocent Dr. Heine die Freundlichkeit zu controliren. Bezüglich ihrer möchte ich hervorheben, dass auf der Höhe der Intoxication (nach circa sieben bis zehn Stunden) die Verengerung der Retinalgefässe noch nicht sehr ausgesprochen war; doch trat sie nach 24 Stunden jedes Mal sehr deutlich hervor.

Die mit nicht tödtlichen Dosen behandelten Thiere wurden in der Regel durch Durchtrennung beider Carotiden schnell entblutet, die Meerschweinchen durch Decapitation getödtet. Auch bei den mit tödtlichen Dosen vergifteten Thieren habe ich in der Regel, kurz bevor der Exitus in Folge der Giftwirkung zu erwarten stand, auf gleiche Weise den Tod herbeigeführt. In jedem Falle erfolgte die Fixirung der Schnecke zur mikroskopischen Untersuchung unmittel-

bar nach dem Tode. Die mikroskopische Untersuchungstechnik war die auf S. 235 u. ff. geschilderte. Neben dem mit Chinin vergifteten Thiere wurde ein normales Controlthier in gleicher Weise getödtet und die Schnecke in völlig analoger Weise behandelt. Die Paraffinschnitte der Schnecke des Chininthieres wurden auf demselben Objectträger neben denen vom normalen Controlthiere aufgeklebt, so dass also die Art und Dauer der Manipulationen bei Färbung und Differenzirung für beide identisch sein musste. Um aber völliger Objectivität sicher zu sein, habe ich mehrere Male den Versuch so gestaltet, dass mir von einem Collegen des Institutes der Kopf des normalen Thieres neben dem des Controlthieres übergeben wurde, ohne dass ich wusste, welches das normale und welches das Chininthier war. Es ist mir jedes Mal — ich habe den Versuch fünf Mal wiederholt — gelungen, auch nach Application von nicht tödtlichen, nur leichte Vergiftungserscheinungen hervorrufenden Dosen das Chininthier vom normalen Thier zu unterscheiden; ja bei einem Versuche sogar ein etwas schwerere Vergiftungserscheinungen darbietendes Thier von einem mit leichten Erscheinungen, und beide von einem normalen Controlthier.

Die einzelnen Versuche gestalteten sich folgendermaassen:

I. Application nicht tödtlicher grosser Dosen, einmalig oder in grösseren Intervallen.

1. Meerschweinchen, 630 g schwer. 1. Tag. 0,09 g Chinin. mur. subcutan (0,07 + 0,02 g). Kaum merkliche Vergiftungserscheinungen. 2. Tag. 0,11 g Chinin. mur. subcutan (0,09 + 0,02 g): Zeigt deutliche Vergiftungserscheinungen. 8 Stunden nach der letzten Injection, nachdem es sich wieder völlig erholt hatte, getödtet. Die Unterscheidung vom normalen Controlthier gelang leicht durch die viel intensivere Blaufärbung der Nissl-Körperchen des Chininthieres, daneben leichte Unregelmässigkeiten in der Lagerung derselben, theilweiser Ausfall, blauviolette Färbung der protoplasmatischen Grundmassen. Leichte tinctorielle Veränderungen auch im Kern.

2. Meerschweinchen. a) 470 g schwer. 0,08 g Chinin. mur. subcutan (0,07 + 0,02 g). Nur sehr leichte Vergiftungserscheinungen; getödtet 8 Stunden nach der letzten Injection, nachdem es sich völlig erholt hatte.

b) 590 g schwer. 0,09 g Chinin. bimuriat. carbamidat. (Holden) in zwei Portionen (0,07 + 0,02 g). Ziemlich ausgesprochene Vergiftungserscheinungen. Nach fast völliger Erholung 8 Stunden nach der letzten Injection mit a zugleich getödtet.

Die Unterscheidung beider Thiere vom normalen Controlthier gelang leicht bei beiden durch intensivere Blaufärbung der Nissl-Körperchen, bei a sonst nur leichte Blaufärbung der Protoplasmagrundmasse, bei b ausserdem leichte Un-

regelmässigkeiten in der Anordnung der Nissl-Körperchen. Hierdurch konnte auch a von b unterschieden werden.

3. Meerschweinchen. a) 420 g schwer. 0,09 g Chinin. mur. subcutan (0,07 + 0,02 g). Getödtet nach 4 Stunden, während es noch deutliche Vergiftungserscheinungen darbot.

b) 360 g schwer. 0,09 g Chinin. mur. subcutan (0,07 + 0,02 g). Danach mässig schwere Vergiftungserscheinungen, nach 8 Stunden getödtet, als es sich wieder völlig erholt hatte.

c) 325 g schwer. 0,08 g Chinin. mur. subcutan (0,06 + 0,02). Ausgesprochene Vergiftungserscheinungen, Einsetzen von Krämpfen, dann allmähliche Erholung. Getödtet nach 12 Stunden, als ein Erliegen an der Vergiftung ausgeschlossen erschien.

d) 480 g schwer. 0,09 g Chinin mur. subcutan (0,07 + 0,02). Mässig deutliche Vergiftungserscheinungen. Tödtung nach 24 Stunden nach völliger Erholung.

e) 380 g schwer. 0,09 Chinin. mur. subcutan (0,07 + 0,02). Ausgesprochene Vergiftungserscheinungen, Einsetzen von Krämpfen, dann Erholung; getödtet 2 mal 24 Stunden nachher.

Die Schneckenschnitte sämmtlicher 5 Thiere und des Controlthieres wurden auf demselben Objectträger aufgeklebt und neben einander untersucht. Bei den ersten 4 Thieren (a—d) gelang die Unterscheidung vom normalen Controlthier leicht auf Grund der intensiveren Blaufärbung der Nissl-Körperchen, während sich e sonst völlig wie das Normalthier verhielt. Ausserdem liessen sich bei b, c und d neben einer mehr bläulichen Färbung der Protoplasmagrundmasse auch leichte Abnormitäten in der Lagerung der Nissl-Körperchen bezw. auch vereinzelter Ausfall derselben erkennen, daneben auch leichte Veränderungen am Kern. Bei e war die stärkere Färbbarkeit der Granula nicht mehr so ausgesprochen, dass hierdurch ein deutlicher Unterschied vom normalen Controlthier gegeben gewesen wäre.

4. Hund, 4900 g schwer. 28. April 1902. 0,4 g Chinin. muriat. subcutan. Leichte, schnell vorübergehende Vergiftungserscheinungen. — 10. Mai 1902. 0,5 g Chinin. muriat. (0,4 + 0,1). Mässige Vergiftungserscheinungen; nach 24 Stunden wieder völlig munter. Keine Ischämie der Retina. — 16. Mai 1902. 0,6 g Chinin. muriat. (0,5 + 0,1 g). Ausgesprochene Vergiftungserscheinungen; am anderen Tage taub und blind. Deutliche Ischämie. Nach weiteren 24 Stunden Ischämie zurückgegangen, sieht und hört wieder etwas. — 22. Mai 1902. Hat sich wieder völlig erholt, sieht und hört wie ein normaler Hund, keine Ischämie der Retina mehr. 0,7 g Chinin. muriat. (0,5 + 0,2 g). Verhalten wie nach der Vergiftung am 16. Mai 1902. — 23. Mai 1902. 0,8 g Chinin. muriat. (0,6 + 0,2 g). Vergiftungserscheinungen sehr ausgesprochen. Tödtung nach 10 Stunden im Zurückgehen der Erscheinungen, während ein Erliegen an der Vergiftung kaum mehr zu erwarten stand. Die Veränderungen an den Ganglienzellen sind beim Vergleich mit dem normalen Controlthier sehr ausgesprochen. Es besteht viel intensivere Blaufärbung der noch erhaltenen Nissl-Körper, starke Unregelmässigkeiten in der Lagerung derselben, theilweise gänzlicher Zerfall derselben

und fast völlig diffuse Blaufärbung der Protoplasmagrundmasse. Daneben auch deutliche Veränderungen am Kern.

5. Hund, 4200 g schwer. 15. August 1902. 0,9 g Chinin. mur. subcutan. Sehr schwere Vergiftungserscheinungen, dann allmähliche Erholung. Am anderen Tage offenbar taub und blind. Keine Ischämie der Retina. Nach weiteren 24 Stunden völlig wie ein normaler Hund. — 25. August 1902. 1,0 g Chinin. mur. subcutan (0,87 + 0,3 g). Wieder sehr schwere Vergiftungserscheinungen. Nach 24 Stunden leidlich erholt, aber völlig taub und blind. Deutliche Ischämie der Retina. Die Sehstörung schon nach weiteren 24 Stunden nicht mehr sehr ausgesprochen, dagegen hält die Taubheit vier Tage lang an, vom fünften Tage ab beginnende Reaction auf akustische Reize. Ischämie der Retina mässigen Grades bleibt bestehen. — 10. September 1902. 1,1 g Chinin. mur. subcutan. Schwere Vergiftungserscheiuungen. Nach 24 Stunden Erholung, bis auf abermalige Taubheit und Blindheit. Ausgesprochene Ischämie der Retina. Da das Thier in Folge mehrerer Abscesse sehr geschwächt ist, Tödtung 36 Stunden nach der letzten Injection. Sehr ausgesprochene Veränderungen der Ganglienzellen beim Vergleich mit dem Normalthier, fast ganz analog, doch noch intensiver wie beim vierten Versuchsthier.

II. Application tödtlicher Dosen.

1. Meerschweinchen, 390 g schwer. 0,5 g Chinin. mur. subcutan. Sehr bald Einsetzen von heftigen Vergiftungserscheinungen. Nach 45 Minuten beim Einsetzen der Krämpfe, also auf der Höhe der Intoxication, Tödtung. Die stärkere Färbbarkeit der Nissl-Körper des Chininthieres, beim Vergleich mit dem normalen Controlthier, sehr deutlich ausgesprochen, daneben auch Unregelmässigkeiten in der Lagerung. Theilweise auch noch Zellen mit völlig normaler Anordnung.

2. Kaninchen, 1400 g schwer. 1,0 g Chinin. mur. subcutan. Sehr bald Einsetzen schwerer Vergiftungserscheinungen; auf der Höhe der Vergiftung, bei Beginn der Lähmungserscheinungen, 45 Minuten nach der Injection getödtet. Gesteigerte Färbbarkeit der Nissl-Körper, leichte Unregelmässigkeiten in der Lagerung, zuweilen Ausfall derselben, geringe bläuliche Färbung der Protoplasma-Grundmasse.

3. Meerschweinchen, 400 g schwer. 1,1 g Chinin. mur. subcutan. Nach fünf Stunden noch 0,03 g Chinin. mur. subcutan. Danach bald schwerere Erscheinungen, Tödtung auf der Höhe der Intoxication. Beim Einsetzen der Krämpfe Verhalten ähnlich wie 1 und 2. Die Unterscheidung vom normalen Controlthier gelang auch hier leicht.

4. Kaninchen, 1100 g schwer. 1,3 g Chinin. mur. subcutan (1,0 + 0,3). Sehr schnell schwere Vergiftungserscheinungen, schon nach 30 Minuten, als der Exitus bevorstand, getödtet. Die Veränderungen glichen fast völlig dem des zweiten Versuchsthieres, waren also ziemlich leicht.

5. Meerschweinchen, 380 g schwer. 0,1 Chinin. mur. subcutan. Sehr bald Einsetzen von Vergiftungserscheinungen. Nach einer Stunde schon sehr schwach; da der Exitus bevorstand, nach 1¼ Stunde getödtet. Veränderungen ähnlich wie bei 2 und 3.

6. Meerschweinchen, 450 g schwer. 0,15 g Chinin. mur. subcutan. Einsetzen der Vergiftungserscheinungen nach 40 Minuten, nach 1 Stunde 40 Minuten Krämpfe, ca. 7 Stunden lang anhaltend, in regelmässigen Intervallen wiederkehrend. Kurz bevor der Exitus zu erwarten stand, Tödtung. Die Veränderungen sind entschieden ausgesprochener als bei 1—5. Vor Allem tritt die mehr diffus bläuliche Färbung der Protaplasmagrundmasse deutlicher hervor, daneben die gesteigerte Färbbarkeit der einzelnen Nissl-Körperchen und theilweiser Ausfall, Unregelmässigkeiten in ihrer Lagerung.

7. Meerschweinchen, 540 g schwer. 0,1 g Chinin. mur. (0,07 + 0,03 g). Verhalten völlig wie Thier 6; auch stundenlange Krampfperiode. Veränderungen dementsprechend. Unterscheidung vom Controlthier gelang leicht.

8. Hund (Dachs), 7000 g schwer. 18. Dezember 1901. 0,5 g Chinin. mur. subcutan. Mässig schwere Vergiftungserscheinungen. Nach 24 Stunden keine Reaction auf akustische Reize. In achttägigen Intervallen allmählich steigende Dosen, nach denen an Intensität zunehmende Vergiftungserscheinungen einsetzen, die regelmässig vorübergehende Taubheit und Blindheit verursachen. — 15. Febr. 1902. 1,2 g Chinin. mur. subcutan, worauf das Thier nach sechs Stunden dauernden schweren Vergiftungserscheinungen erliegt. Die Veränderungen an den Ganglienzellen erscheinen beim Vergleich mit dem Normalthier sehr schwer. Das Protoplasma erscheint fast gänzlich homogen, diffus blau gefärbt, und nur vereinzelt sind noch Nissl-Körperchen zu erkennen. Daneben auch deutliche Veränderungen am Kern.

9. Hund, 6500 g schwer. 10. Juni 1902. 0,9 g Chinin. mur. subcutan. Nur mässig schwere Vergiftungserscheinungen. Am anderen Tage Ischämie der Retina, keine Reaction auf akustische Reize, sowie Blindheit. Nach weiteren 24 Stunden sämmtliche Erscheinungen völlig zurück gegangen. — 13. Juni 1902. 1,1 g Chinin. mur. subcutan (0,9 + 0,2 g). Hiernach sehr schwere Vergiftungserscheinungen, lange Zeit anhaltend. Obwohl vorübergehend Erholung eintrat, erlag das Thier nach 22 Stunden der Vergiftung. Sehr schwere Veränderungen, fast noch stärker wie beim achten Versuchsthier.

III. Tägliche Application kleiner, nicht tödtlicher Dosen, während längerer Zeit.

1. Meerschweinchen, 430 g schwer. Erhält täglich 0,025 g Chinin. mur. subcutan. Nach Verlauf von 10 Tagen eine Dosis von 0,1 g Chinin. mur., der es unter schweren Vergiftungserscheinungen erliegt. Die Veränderungen erwiesen sich beim Vergleich mit dem normalen Controlthier als sehr schwere. Fast gänzlicher Ausfall der Nissl-Körperchen und diffuse blaue homogene Färbung der Protoplasmagrundmasse, daneben undeutliche Veränderungen im Kern. Die stärkere Färbbarkeit mit Methylenblau trat hier nicht mehr so deutlich hervor.

2. Meerschweinchen, 480 g schwer. Erhält täglich 0,025 g Chinin. mur. subcutan. Nach 10 Tagen Einsetzen von schweren Vergiftungserscheinungen, denen das Thier nach 5 Stunden erliegt. Veränderungen sehr schwer, analog dem ersten Versuchsthier dieser Reihe.

3. Meerschweinchen, 520 g schwer. Erhält täglich 0,03 g Chinin. mur. subcutan. Nach sechs Tagen Einsetzen von schweren Vergiftungserscheinungen, denen das Thier nach drei Stunden zu erliegen droht. Tödtung. Die Veränderungen an den Ganglienzellen gleichen völlig denen des ersten und zweiten Versuchsthieres dieser Reihe.

Ueberblicken wir die gefundenen Veränderungen, so ist zunächst hervorzuheben, dass sie das Protoplasma der Zelle in erster Linie befallen, und in ihm wieder vorwiegend die chromatische Substanz, die Nissl-Körperchen selbst. Nach der Intensität, welche in Abhängigkeit von der Stärke und der Dauer der toxischen Wirkung steht, möchte ich die Veränderungen in leichte, mittlere und schwere eintheilen. Die leichten Veränderungen im Ganglion spirale finden sich bei den Thieren (meist Meerschweinchen), die verhältnissmässig früh oder im Höhestadium der Vergiftung getödtet wurden, z. B. II 1, 2, 3, oder die auffallend schnell der Vergiftung erlagen, z. B. II 4 und 5, oder die mit nicht tödtlichen Dosen behandelt wurden, falls diese keine schweren Vergiftungserscheinungen hervorriefen (I 1—6). Diese Veränderungen geben sich vorwiegend zu erkennen in der gesteigerten Affinität der einzelnen Nissl-Körperchen zum basischen Farbstoff. Während die Ganglienzellen des normalen Controlthieres die einzelnen Granula scharf differenzirt von der den Untergrund bildenden roth gefärbten Protoplasmagrundmasse erkennen lassen, erscheinen die Zellen des Chininthieres bei gleicher Differenzirung noch in einem diffusen, das ganze Protoplasma einnehmenden Blau, aus dem die einzelnen Nissl-Körperchen als tief dunkelblau gefärbte Körnchen hindurchschimmern und erst nach längerem Fortsetzen der Differenzirung, wenn die Körperchen der normalen Zellen fast gänzlich schon den blauen Farbstoff wieder abgegeben haben, lässt die Ganglienzelle des Chininthieres fast völlig ebenso scharf differenzirt wie vorher beim normalen Thier die einzelnen Granula aus der rothgefärbten Protoplasmagrundmasse hervortreten. Immerhin erscheint vielfach der Farbenton der Grundmasse mehr blauviolett, zuweilen ist hier und da wohl ein beginnender Zerfall einiger Körperchen angedeutet. Ausserdem erscheinen sie etwas plumper und dunkler gefärbt (confer. Fig. 6 u. 7 auf Taf. II). Diese gesteigerte Affinität der Nissl-Körperchen zum basischen Farbstoff beim Chininthier ist völlig constant. Sie hat mir stets auch bei nicht tödtlichen Dosen, meist schon während der Differenzirung bei schwacher Vergrösserung, die Unterscheidung des normalen Thieres

von dem Chininthier ermöglicht. Eine derartige gesteigerte Affinität zeigen aber nicht etwa, wie man dies möglicher Weise einwenden könnte, sämmtliche den blauen Farbstoff annehmende Gewebstheile, z. B. die Kerne der Bindegewebszellen u. s. w. Niemals habe ich bei analog behandelten Schnitten aus anderen Organen (z. B. Leber, Nieren) einen ähnlichen Unterschied in der Färbbarkeit der einzelnen Zellen zwischen normalem Thier und Chininthier feststellen können, so dass mir also bei diesen Schnitten eine Unterscheidung nicht möglich war.

Ich muss dahingestellt sein lassen, ob man diese stärkere Aufnahme des Farbstoffes durch die einzelnen Körperchen auf stärkere Anhäufung der die Färbung bedingenden chemischen Substanz (Proteïnkörper) zurückführen, oder ob man sie, gestützt auf die bekannten Untersuchungen Fischer's, aus mehr physicalischen Bedingungen, der dichteren Lagerung der die einzelnen Körperchen zusammensetzenden kleinen Granula, erklären will. Dagegen scheint mir diese gesteigerte Affinität zum basischen Farbstoff geeignet zu sein, bei der Frage nach der Bedeutung der Nissl-Körperchen Verwerthung zu finden. Falls man die Nissl-Körperchen nur als abgelagertes Reservenährmaterial, als „disponible potentielle Energie“ betrachten will, wäre diese, dann doch auf eine gesteigerte Anhäufung dieser Nährsubstanzen deutende, intensivere Färbbarkeit schwer zu erklären, da kein Grund einzusehen ist, inwiefern eine Schädigung der Zelle durch das Gift eine gesteigerte Ablagerung von Reservenährstoffen bewirken sollte. Es sei denn, man nehme eine directe chemische Bindung etwa von der Zelle aufgenommenen Chinins mit diesen Substanzen an und schriebe dieser Bindung eine Art Beizwirkung für den betreffenden Farbstoff zu. Hierfür müsste aber erst der chemische Nachweis erbracht werden. Betrachtet man dagegen diese gesteigerte Färbbarkeit der Körperchen vom Gesichtspunkt derjenigen Autoren aus, die in den Aenderungen im Verhalten der Nissl-Körperchen Zeichen einer Aenderung im Stoffwechsel (Nissl) bezw. in der Function der Zelle sehen (Luxenberger u. A.), so stösst die Erklärung hierfür auf keine Schwierigkeiten. Gerade der Umstand, dass die stärkere Affinität zum Farbstoffe im Beginn und auf der Höhe der Vergiftung ausgesprochener ist als bei den Thieren, welche der Vergiftung erlagen, weist darauf hin, dass sie ein Zeichen veränderter Lebensvorgänge in der Zelle, die zur Anhäufung bestimmter chemischer Stoffe führen, darstellt. Die völlige Auflösung

der einzelnen Körperchen und ihr Verschwinden aus dem Protoplasma der Zelle würde dann vielleicht auf einen fortschreitenden Ermüdungs- bezw. Lähmungszustand der Zelle bezogen werden können.

Wie dem auch sein mag, so viel steht jedenfalls fest, dass gerade auf Grund dieser gesteigerten Färbbarkeit eine Unterscheidung des Chininthieres vom normalen Thier, selbst bei nicht tödtlichen Dosen und verhältnissmässig schon sehr früh (4 Stunden) nach der Application, möglich ist. Dieser Punkt scheint mir sehr werthvoll zu sein und Ausblicke zu gewähren, dass es vielleicht in ähnlicher Weise bei anderen Giften gelingen könne, deren Angriffspunkt im Organismus schon frühzeitig festzustellen. Sehr inseressant war es mir, zu sehen, dass an den Ganglienzellen der Retina auch Druault bei seinen Untersuchungen die gleiche Beobachtung gemacht hat, obwohl er sich einer wesentlich anderen Technik bediente. Auch er hebt hervor, dass in dem Stadium, in dem die Veränderungen in der Zelle noch in der Entwicklung begriffen, eine gesteigerte Färbbarkeit mit dem blauen Farbstoff (Hypercolorisation) auffällt. Auch Nissl[1]) und zahlreiche andere Autoren haben bei Reizung von Nervenzellen durch den elektrischen Strom eine gesteigerte Färbbarkeit der chromatischen Substanz feststellen können. Nissl fasst dieselbe als Zeichen der Activität der Zelle auf, gegenüber dem Zerfall der Körperchen mit Abnahme ihrer Färbbarkeit, die er auf Einsetzen eines Ermüdungszustandes zurückführt.

Die mittelschweren Veränderungen im Ganglion spirale zeigten die Thiere, die mit etwas grösseren, wenn auch nicht tödtlichen Dosen vergiftet worden waren (I 4 u. 5), aber schwere Vergiftungserscheinungen dargeboten hatten, oder solche, bei denen die tödtlichen Dosen nach längerem Anhalten schwerer Vergiftungserscheinungen zum Exitus führten (II 6 u. 7). Die stärkere Affinität der Nissl-Körperchen zum Farbstoff tritt hier noch ebenso deutlich hervor. Ausserdem aber lassen sich bei einiger Uebung in der — normaliter in concentrischen Schichten angeordneten — Lagerung der einzelnen Körperchen deutliche Irregularitäten erkennen. Bald scheinen dieselben an einigen Stellen ausgefallen zu sein, bald kann man mehr eine Concentration nach einem Pol der Zelle oder um den Kern feststellen, oder auch ein Zusammenbacken zu grösseren Klumpen.

---

1) Nissl, Die Beziehungen der Nervenzellsubstanzen zu den thätigen, ruhenden und ermüdeten Zellzuständen. Neurol. Centralbl. 1886 S. 59.

Daneben erscheint das den Untergrund bildende Protoplasma, — anstatt wie in der Norm in schön rother Färbung — in einem diffusen, bläulich violetten Farbenton, so dass es den Eindruck macht, als seien gewissermaassen einige von den blauen Körperchen ausgelaufen und hätten so zu einer mehr diffusen Vertheilung des blauen Farbstoffes im Protoplasma geführt (confer. Fig. 8 u. 9 auf Taf. II).

Zwischen den oben beschriebenen leichten Veränderungen und den soeben geschilderten mittelschweren kommen natürlich alle möglichen Uebergänge vor. Auch findet man häufig in einem Schnitte neben der grossen Mehrzahl der mittelschwere Veränderungen darbietenden Zellen noch solche, die nur leichte Veränderungen zeigen und umgekehrt. Ebenso allmählich gehen die mittelschweren Veränderungen zu den schweren über, deren Beschreibung ich mich jetzt zuwende.

Ich fand diese einmal bei den beiden Hunden, die nach lange dauernden schweren Vergiftungserscheinungen, die aber immerhin ein Aufkommen von der Vergiftung noch erhoffen liessen, schliesslich doch noch erlagen (II, 8 und 9), und ferner bei den Thieren, die längere Zeit hindurch täglich mit kleinen Chinindosen behandelt worden waren. In diesen Fällen zeigt das Protoplasma der Zelle ein diffuses homogenes bläuliches verwaschenes Aussehen, und nur ganz vereinzelt sind noch einige intensiver blau gefärbte, zusammengeballte Körperchen erkennbar, zuweilen schliessen sie in Form eines dunkelblauen Ringes wie bei den mittelschweren Veränderungen den meist ebenfalls deutlich veränderten Kern ein (confer. Fig. 10, 11 und 12 auf Tafel II). Die stärkere Affinität zum basischen Farbstoff ist hier bei Weitem nicht mehr so ausgesprochen. Daneben finden sich natürlich noch vereinzelt Zellen mit nur mittelschweren Veränderungen, aber keine mit nur leichten Veränderungen. Während die Protoplasmagrundmasse bei den leichten und mittelschweren Veränderungen meist noch deutlich netzähnliche bezw. feinkörnige Structuren aufweist und sich so vom normalen Verhalten noch nicht erheblich unterscheidet, pflegt sie bei schweren Veränderungen einen fast gänzlich homogenen Eindruck zu machen. Grössenunterschiede in der Zelle, bedingt durch Quellungs- oder Schrumpfungsvorgänge oder Verzerrungen der Zellmembran und dergleichen habe ich nicht feststellen können, und ebenso habe ich Vacuolenbildung nur bei schweren Veränderungen, und auch hier nur verhältnissmässig selten, gefunden.

Letztere Veränderungen waren dagegen sehr ausgeprägt als Leichenerscheinungen bei Thieren, deren Schläfenbein erst einige Zeit nach dem Tode fixirt worden war. Um nämlich zu sehen, wie lange Zeit nach dem Tode die Unterscheidung eines normalen Thieres von einem Chininthier auf Grund des oben beschriebenen tinctoriellen Verhaltens noch gelänge, habe ich die Fixirung der Schnecken einiger Thiere erst nach 24, 12, 6, 1 und $^{3}/_{4}$ Stunden nach dem Tode bezw. nach der Herausnahme der Schläfenbeine vorgenommen. Es zeigte sich, dass schon bei Fixirung nach sechs Stunden der Unterschied nicht mehr zu erkennen war, und selbst eine nach $^{3}/_{4}$ Stunden fixirte Schnecke zeigte die normale Nissl-Färbung nur noch an einem Theil der Ganglienzelle. Es geht hieraus sehr deutlich hervor, dass eine Untersuchung, bei der die Fixirung nach länger als $^{1}/_{2}$ Stunde post mortem erfolgt ist, keinesfalls mehr verwerthbar ist, und dass zur Erzielung guter Resultate eine Fixirung im lebensfrischen Zustande unbedingt nothwendig erscheint. Die Ganglienzellen der erst 6 bis 24 Stunden nach dem Tode fixirten Schnecken eines Chinin- und eines normalen Controlthieres unterscheiden sich, wie gesagt, nicht mehr deutlich von einander, dagegen unterschieden sie sich sehr deutlich sowohl von denen eines Normalthieres als auch von denen eines mit Chinin vergifteten Thieres, wenn bei letzteren beiden die Fixirung lebensfrisch vorgenommen worden war. Die als Chromatolyse bezeichneten Veränderungen der Nissl-Körperchen nämlich traten bei den erst längere Zeit nach dem Tode fixirten Schnecken völlig zurück hinter den Schrumpfungsprocessen, Verzerrungen der Zell- und der Kernmembran, Vacuolenbildung und dergleichen. Diese Ergebnisse stimmen mit den von Faworski und Ewing erhobenen Befunden überein. Auch diese Autoren heben hervor, dass sie einer Chromatolyse, ähnlich einer pathologischen, beim Studium der Leichenveränderung normaler Nervenzellen niemals begegnet sind.

Die Veränderungen am Kern der Ganglienzellen nach Chininintoxication treten hinter denen des Protoplasmas stark zurück. Bei leichten und mittelschweren Veränderungen des Protoplasmas habe ich auffallende Alterationen des Kerns überhaupt nicht auffinden können. Der einzig auffallende Unterschied ist der, dass das Netzwerk des Kerngerüstes hier einen mehr violetten Farbenton angenommen hat. Bei schweren schien der netzartige Bau einem mehr homogenen Aussehen Platz gemacht zu haben. Statt der normaliter

vorhandenen schön rothen Färbung hatte der ganze Kern in diesen Fällen einen schmutzig blau violetten Farbenton angenommen. Excentrische Lagerung des Kernes sehe ich nicht als pathologisch an, da sie auch in normalen Zellen nicht selten zu finden ist. Ich habe schon bei der Besprechung des normalen Typus der Ganglienzellen hervorgehoben, dass es von der Richtung des Präparatenschnittes abhängig ist, ob der Kern in der Mitte oder in der Peripherie der Zelle erscheint. Schliesslich möchte ich noch hervorheben, dass die oben beschriebenen Fixirungs- und Färbungsmethoden keineswegs die einzigen zur Festtellung dieser Veränderungen sind. Ich habe auch z. B. bei Fixirung mit Pikrinsalpetersäure, Jodalkohol, 1 %iger Tanninlösung und dergleichen einerseits, und bei Färbung mit Toluidin, Saffranin und ähnlichen Farbstoffen andererseits, analoge, wenn auch vielleicht, namentlich bezüglich der Farbenunterschiede, nicht immer so in die Augen springende Resultate erzielt.

Aus diesen Untersuchungen scheint mir unzweifelhaft hervorzugehen, dass bei Vergiftung mit Chinin Veränderungen an den Ganglienzellen des Ganglion spinale auftreten.

Diese müssen nach den oben citirten Ausführungen Nissl's als Zeichen einer Veränderung im Zustande der Zelle, einer gestörten Lebensthätigkeit, ausgelegt werden. Eine derartige Schädigung der Nervenzellen durch die Giftwirkung des Chinins steht mit der bekannten Wirkung des Chinins auf Zellen im Allgemeinen völlig im Einklang. Aus den Untersuchungen von Binz[1]), Buchholz[2]), Brown[3]) und Anderen ist uns das Chinin als Protoplasmagift längst bekannt, und es erscheint wohl kaum verwunderlich, dass gerade die äusserst empfindlichen Nervenzellen unserer feinsten Sinnesorgane schwer von der Giftwirkung betroffen werden.

Die Veränderungen geben sich, wenn auch zunächst ohne Zweifel als reparable, schon so frühzeitig nach der Vergiftung zu erkennen, dass sie nicht als secundär, auf Circulationsstörungen beruhend, aufgefasst werden können, sondern unbedingt einer primären specifischen Giftwirkung auf die Zelle selbst zuzuschreiben sind, wie sich ja auch

1) Binz, Centralbl. medic. Wissenschaften 1867 S. 308. Experim. Untersuchungen über das Wesen der Chininwirkung. Berlin 1868. Das Chinin. Berlin 1875.

2) Buchholtz, Arch. f. exper. Pathol. und Pharmak. Bd. 4 S. 53.

3) Brown, Ibid. S. 145.

in den übrigen Nervenzellen des Körpers (Ganglion spinale, Trigeminus ganglion, Grosshirnrinde u. s. w.) völlig analoge, wenn auch bei Weiten nicht so ausgesprochene Veränderungen feststellen lassen.

Ich lasse somit auch unentschieden, ob und inwieweit etwa eine Betheiligung der Ganglienzellen der Grosshirnrinde, des Akustikusstammes oder -Kernes u. s. w. zur Erklärung mit herangezogen werden könnte. Ich habe dies noch nicht genauer untersucht und bleibt die fernere Untersuchung vorbehalten.

Die von mir als mittelschwer bezeichneten Veränderungen scheinen ebenfalls noch auf Störungen in der Lebensthätigkeit der Zelle hinzudeuten, die eines völligen Rückganges zur Norm fähig sind. Zwar sind eine Anzahl der Thiere, welche mittelschwere Veränderungen darboten, der Vergiftung erlegen. Doch erfolgte bei ihnen der Tod meist so schnell nach Application der Giftdosis, dass mir die Annahme berechtigt erscheint, die tödtliche Wirkung des Giftes auf die lebenswichtigen Centren sei so schnell eingetreten, dass die volle Giftwirkung auf die Zellen des Ganglion spirale noch nicht zu Stande gekommen war. Ich neige, wie schon erwähnt, der Ansicht zu, dass wir es bei den leichten Veränderungen mit Vorgängen zu thun haben, die mit einer Reizung der Ganglienzellen verbunden sein können, während die mittelschweren vielleicht schon, wenigstens theilweise, den Uebergang zu einem Lähmungszustand der Zelle anzudeuten scheinen. Dagegen scheinen mir die schweren Veränderungen auf das Absterben der Zelle hinzudeuten; sie dürften demnach irreparabel sein.

Wir können somit dem nur auf Wahrscheinlichkeitsrechnung gestützten Resultate des ersten Theiles meiner Untersuchungen ein sicher positives Resultat hinzufügen. Betrachten wir selbst das Vorhandensein einer Ischämie oder Anämie des häutigen Labyrinthes bei Chininintoxication als bewiesen — ein Beweis, der wie erwähnt, mit Sicherheit nicht erbracht ist und wohl auch kaum zu erbringen sein wird — so stösst der Versuch, hierauf eine Erklärung der beobachteten Hörstörungen zu begründen, doch auf grosse Schwierigkeiten. Dass eine, doch immerhin einen nur mässigen Grad nicht überschreitende Behinderung der Blutzufuhr im Stande sein sollte, regelmässig eine fast völlige Taubheit hervorzurufen, erscheint kaum glaublich; denn selbst bei recht beträchtlichen, das Leben gefährdenden Blutverlusten ist Eintreten von Schwerhörigkeit oder Taubheit jedenfalls kein regelmässiges Vorkommniss. Damit aber würde die Circulationsstörung am Auge und Ohr bei Chinin-

intoxication am ehesten vergleichbar sein. Denn es könnte sich bei ihr — wie nach den Untersuchungen Holden's u. A. am Auge zu schliessen ist — lediglich um eine verminderte Blutzufuhr an sich unveränderten Blutes, nur durch Contraction der Gefässwände bedingt handeln, ohne dass — wenigstens bei der frischen Vergiftung — Alterationen der Gefässwände selbst vorhanden wären. Dazu kommt noch, dass, nach Analogie mit dem Auge, das Einsetzen der Ischämie überhaupt erst ca. 24 Stunden nach der Vergiftung anzunehmen wäre, während doch die Hörstörungen sich schon wenige Stunden nach Darreichung der Giftdosis einstellen.

Dagegen lassen sich durch die Annahme einer primären, die Ganglienzellen direct treffenden specifischen Giftwirkung des Chinins die bei Chininintoxication zur Beobachtung kommenden Hörstörungen mit Leichtigkeit erklären. Es weisen ja auch zahlreiche, sonstige, bei der experimentellen Chininintoxication zur Beobachtung kommende Symptome (Verschwinden der Reflexe, Bewusstlosigkeit, Lähmung der Extremitäten u. s. w.) daraufhin, dass gerade die Nervenzellen in besonders hohem Grade der Giftwirkung ausgesetzt sind, während der Circulationsapparat sich lange Zeit hindurch wesentlich widerstandsfähiger erweist. Das meist schon wenige Stunden nach Darreichung des Giftes in den Vordergrund tretende Ohrensausen würde auf einen Erregungszustand der Ganglienzellen des Ganglion spirale hindeuten und als erster Beginn der Einwirkung des Giftes auf diese zu deuten sein. Es würde somit in Uebereinstimmung stehen mit anderen Erregungszuständen, die man bei beginnender Einwirkung lähmender Gifte auf das Nervensystem auch anderweitig beobachtet.

Seinen Ausdruck würde es dann in den als leichte Alteration der Ganglienzellen beschriebenen Veränderungen finden. Durch eine gleichartige Einwirkung des Giftes auf die Ganglienzellen des Ganglion vestibulare würde dann der häufig mit dem Ohrensausen verbundene Schwindel zu erklären sein. Die eigentliche Schwerhörigkeit oder Taubheit würde schon auf einen weiteren Fortschritt der Giftwirkung hindeuten. Sie müsste dann mit den schweren Graden der Veränderungen in Beziehung gebracht werden, die eine Ermüdung der Zellen anzudeuten schienen.

Ja, selbst das auffallend lange Anhalten der Gehörsstörungen, im Gegensatz zu der viel schneller erfolgenden Erholung des Centralnervensystems, sowie das Zurückbleiben dauernder Hörstörungen

liessen sich lediglich durch die Annahme einer auf specifischer Giftwirkung beruhenden Schädigung der Ganglienzellen erklären, wenn man eine besondere Empfindlichkeit dieser feinen Sinneszellen voraussetzt.

Indessen erscheint mir zur Erklärung dieser letzten beiden Punkte, vor Allem der bleibenden Hörstörungen, die Annahme einer Ischämie nach Analogie mit dem Auge sehr verlockend zu sein. Während die Zellen des Centralnervensystems, soweit sie nicht unter ähnlichen Circulationsstörungen zu leiden haben, bald wieder zur Norm zurückkehren, würde die Erholung der Ganglienzellen des Ohres (und Auges) in Folge der durch die Ischämie bedingten Herabsetzung der Nahrungszufuhr entsprechend langsamer erfolgen bezw. ganz ausbleiben. Dies würde dann um so leichter eintreten können, wenn, wie dies oft in den klinischen Beobachtungen der Fall war, Erkrankungen des Circulationsapparates einerseits (Herzschwäche, Arteriosklerose u. s. w.) oder auch andererseits sonstige Erkrankungen des Gehörorganes bezw. auch des Auges, als weitere die Erholung der Zellen erschwerende Momente hinzutreten. Wir sehen somit, dass gerade das Zusammenwirken von specifischer Giftwirkung und Circulationsstörung auf die Ganglienzellen des Ohres (und Auges) am besten die Eigenthümlichkeiten der bei Intoxication mit Chinin auftretenden Störungen von Seiten dieser Organe erklären würde. Auch für die nachbleibenden Hörstörungen bei chronischer Vergiftung scheint mir die Erklärung der auffallend electiven Wirkung des Giftes auf das Gehörorgan (und wohl auch auf das Auge) am leichtesten zu sein, wenn man annimmt, dass specifische Giftwirkung auf die Nervenzellen mit gleichzeitiger Schädigung ihres Ernährungszustandes durch Circulationsstörung Hand in Hand gehen. — Entsprechende Untersuchungen über Salicylsäure behalte ich mir vor.

Erklärung der Abbildungen.

1—3. Normale Ganglienzellen vom Hund.

4 u. 5. Normale Ganglienzellen vom Meerschweinchen.

6 u. 7. Ganglienzellen, welche leichte Veränderungen darbieten (II. 3. Versuchsthier, Meerschweinchen).

8 u. 9. Ganglienzellen mit mittelschweren Veränderungen (I. 5. Versuchsthier, Hund).

Fig 1.



Fig 2.



Fig. 3.



Fig 4.

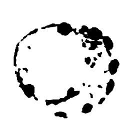


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig 7.

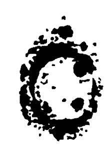


Fig 8.



Fig. 9.



Fig 10.



Fig 11.



Fig. 12.



Lith. Anst. v. F. Wirtz Darmstadt

Verlag v. Emil Strauss Bonn

10. Ganglienzelle mit schweren Veränderungen (II. 9. Versuchsthier, Hund).
11 u. 12. Ganglienzellen mit schweren Veränderungen (III. 1. Versuchsthier, Meerschweinchen).

Die Zeichnungen sind von Herrn Dr. Löschmann naturgetreu nach mikroskopischen Präpäraten angefertigt. Die Zellen sind in derselben Grösse wiedergegeben, in der sie bei Besichtigung mit $^1/_{18}$ homogener Immersion und Ocular III erscheinen (Mikroskop: Seibert, Wetzlar).

(Aus dem experim.-pathol. Institut des Hofrathes Prof. Dr. A. Spina in Prag.)

Ueber das Verhalten des Blutkreislaufes nach Unterbindung der Aorta.

Von

Dr. med. **Alois Velich.**
Docent für allgem. u. exper. Pathologie an der böhm. Universität in Prag.

Die Versuche, durch welche der Einfluss von Giften auf das centrale Nervensystem — speciell auf das Gehirn, verlängerte Mark, sowie auf die oberen Partien des Rückenmarkes — nach Eliminirung der peripheren Innervationsapparate studirt worden ist, wurden bisher auf die Art durchgeführt, dass die Brust-, oder Bauchaorta unterbunden und darauf das zu untersuchende Gift entweder in die Jugularvene in der Richtung zum Herzen oder direct in die Carotis in der Richtung zum Gehirn eingespritzt wurde.

Man war der Meinung, dass auf diese Weise das Gift bloss in die Blutgefässe der oberen Körperpartie des Versuchsthieres gelangt.

Die Erscheinungen in der unteren Körperpartie des Versuchsthieres wurden dann der Einwirkung des Giftes auf die genannten Abschnitte des centralen Nervensystems zugeschrieben.

Um nur einige Beispiele anzuführen, erwähne ich hier die Arbeit von Basch und Oser[1]), welche bei Hunden nach Ligirung der Brustaorta oberhalb des Zwerchfells Nicotin in die Carotis injicirten, hierauf krampfhafte Darmbewegungen beobachtet und diese durch Einwirkung des Giftes auf das bulbäre Nervensystem erklärt haben.

Auch Pal[2]) hat bei Hunden die Aorta innerhalb des Brustkorbes unterbunden und Morphin in die Jugularvene injicirt, um auf diese Art das Verhalten des Darmes bei der Einwirkung des genannten Stoffes auf die Centra der Nervi splanchnici zu studiren.

---

1) Basch und Oser, Wiener med. Jahrbücher 1872.

2) Pal, Wiener med. Presse 1900 Nr. 45.

Aehnliche Versuche wie Pal hat vor demselben Gaglio gemacht.

Ferner hat Luchsinger[1]), um die Thätigkeit der peripheren Apparate auszuschliessen, die Bauchaorta bei Katzen unterbunden und darauf in die Jugularvene Pilocarpin injicirt. Das Erscheinen von Schweiss auf den Tatzen der hinteren Extremitäten des Versuchsthieres hat Luchsinger auf die centrale Einwirkung des Pilocarpin bezogen, da er der Meinung war, dass nach Unterbindung der Bauchaorta kein Pilocarpin zu den peripheren sekretorischen Apparaten gelangen konnte.

Dass diese Annahme Luchsinger's über die centrale Wirkung des Pilocarpins unrichtig ist, dafür sprachen die späteren Versuche von Robillard[2]), welche gezeigt haben, dass bei einer Katze, deren hintere Tatze derart abgeschnitten wurde, dass sie mit dem übrigen Körper bloss durch Vermittlung des Nervus tibialis zusammenhing, nach Injection von Pilocarpin die Tatze nicht schwitzte, obzwar sich die letztere nach Sistirung der künstlichen Athmung, also nach zweifelloser centraler Reizung durch Sauerstoffmangel, mit Schweiss bedeckte.

In Hinsicht auf die Versuche Robillard's wäre die Meinung berechtigt, dass bei den Experimenten Luchsinger's, trotzdem, dass die Bauchaorta unterbunden war, vielleicht dennoch Pilocarpin aus der oberen Körperpartie in die untere gelangte und daselbst durch Einwirkung auf die Peripherie die Schweisssecretion hervorrief. Aus dieser Erwägung würde hervorgehen, dass die Unterbindung der Bauchaorta das Eindringen von Blut in die unterhalb der Ligatur befindliche Körperpartie nicht verhindert.

Und in der That findet man in der Literatur eine Bemerkung, welche diese Meinung unterstützt, und zwar in der Arbeit von Mall[3]) „über den Einfluss des Pfortadersystems auf die Blutvertheilung", in welcher der Autor erwähnt, dass nach Unterbindung der Aorta unmittelbar über dem Zwerchfell aus der geöffneten Arteria femoralis immer noch Blut herausfliesst. Mall gibt an:

---

1) Luchsinger, Pflüger's Archiv Bd. 15.

2) Robillard, nach Biedel, Ueber Schweisssecretion. Wiener med. Presse 1899.

3) Mall, Du Bois-Reymond's Archiv f. Physiologie 1892.

„Die Aufgabe, dass aus der verstopften Brustaorta kein Blut mehr zu den unterhalb des Zwerchfells entspringenden Arterien gelange, ist erfüllt, wenn die unterbindende Schnur, am besten auf einem Ligaturstäbchen unmittelbar unter dem Ursprunge der Subclavia sinistra, angebracht wird. Frühere Beobachtungen bestätigend, traf ich nach der Unterbindung an den genannten Orten die geöffnete Art. cruralis stets blutleer."

„Ein gleiches Ziel war durch die Umschnürung der Aorta unmittelbar über dem Zwerchfell nicht zu erreichen; war sie dort angelegt, so floss aus der geöffneten Schenkelarterie noch Blut."

Nach dem angeführten Citate war sich also Mall bewusst, dass die Unterbindung der Aorta dicht über dem Zwerchfell zur vollkommenen Eliminirung der unteren Körperpartie aus dem Blutkreislaufe nicht genügend sei, zugleich geht aus diesem Citate hervor, dass Mall überzeugt war, dass durch die Unterbindung der Aorta unmittelbar unter dem Ursprunge der Arteria subclavia sinistra das oben erwähnte Ziel erreicht werden kann.

Diese letztere Folgerung ist aber, wie aus meinen gleich anzuführenden Versuchen erhellt, irrig.

Wenn man die Aorta unterhalb der linken Arteria subclavia unterbindet, so enthält, wie von mir bei mehr als 30 an Hunden durchgeführten Versuchen sichergestellt wurde, die Schenkelarterie immer noch Blut. Schneidet man in dieser Periode die genannte Arterie auf, so beobachtet man immer, dass etwas Blut ausfliesst.

Dieser letzte Umstand hat mich darauf aufmerksam gemacht, dass es sich dabei um eine Communication mit den oberhalb der Aortaligatur befindlichen Blutgefässen handelt und nicht um Blutreste, welche nach Unterbindung der Aorta in den Arterien der unteren Körperparthie zurückgeblieben sind, wie dafür eine gelegentliche Anmerkung von H. E. Hering[1]) zu sprechen scheint.

Hering hat nämlich bei Kaninchen, bei welchen er nach seiner Methode die Isolirung des Blutkreislaufes im Herzen, in den Lungen und in den Coronararterien durchführte, die Aorta unterhalb der Arteria subclavia sinistra unterbunden und führt in seiner Arbeit Folgendes an: „An dieser Stelle möchte ich noch erwähnen, dass man die Arterien nach Eröffnung der Bauchhöhle fast, aber nicht

1) Hering, Pflüger's Archiv Bd. 72. 1898. Methode zur Isolirung des Herz-Lungen-Coronarkreislaufes.

total blutleer findet, d. h. beim Aufschneiden fliessen immer noch ein bis zwei Tropfen Blut ab."

Dass meine Meinung die richtige ist, hat eine Reihe von Versuchen gezeigt. Sämmtliche Versuche dieser Art habe ich an curarisirten Hunden durchgeführt. Dem Curare wurde Morphium zugesetzt.

Bei einigen Hunden wurde zuerst der Blutdruck in der Schenkelarterie nach vollkommener Compression der Aorta mit einem Ligaturstäbchen dicht unter dem Ursprunge der linken Arteria subclavia gemessen. Es zeigte sich, dass derselbe von 150 bis 180 auf 12 bis 30 mm Hg sank und sich dann weiter selbst nach längerer Zeit nicht mehr änderte. Puls- und Respirationswelle waren an der Curve nicht zu sehen. Schon diese Beobachtung, dass der Blutdruck in der Schenkelarterie nicht gänzlich zur Abscisse herabgestiegen ist, sprach dafür, dass durch die Ligatur der Aorta an dem oben erwähnten Orte eine vollständige Isolirung der Arterien unterhalb der Ligatur nicht erzielt wird.

Einen noch strengeren Beweis für diese Behauptung haben aber weitere Versuche geliefert.

Bei zehn Hunden wurden nach hoher Unterbindung der Aorta — wenn nichts Besonderes angegeben wird, meine ich in dieser Publication mit dem Ausdrucke „Hohe Aortaunterbindung" die Ligatur derselben dicht unterhalb der linken Arteria subclavia — 1 bis 5 ccm eines 5 %igen Extractes aus den getrockneten und pulverisirten Rindernebennieren in die Jugularvene in der Richtung zum Herzen oder in die Carotis in der Richtung zum Gehirn injicirt.

Nach der Injection stieg in allen Fällen der Blutdruck in der Schenkelarterie im Laufe einiger Secunden von 14 bis 30 mm Hg allmählich bis auf 200 bis 220 mm. Die Drucksteigerung geschah in einer Wellencurve, auf welcher in der Mehrzahl der Fälle deutliche Pulse aufgezeichnet waren.

Flache Wellen, welche auf der Curve erschienen, waren den von Traube und Hering beschriebenen ähnlich. Diese Wellen kamen auch in dem Falle zum Vorschein, bei welchem die Lungenventilation während der beschriebenen Drucksteigerung aufgehoben war. Der Blutdruck blieb 15 bis 20 Secunden auf der bezeichneten Höhe stehen, um dann langsam zu sinken.

Bei Erwägung dieser Versuchsresultate muss man nothwendig

zum folgenden Schlusse kommen: Wäre die Meinung von Mall, sowie von einer Reihe seiner Vorgänger richtig, dass durch Unterbindung der Aorta dicht unter dem Ursprunge der linken Arteria subclavia die Arterien der unteren Körperpartie aus dem Blutkreislaufe ausgeschlossen sind, so müsste man aus den Resultaten unserer Versuche schliessen, dass durch den Nebennierenextract die im verlängerten Marke, sowie in dem Rückenmarke oberhalb der Aortaligatur befindlichen vasoconstrictorischen Centra mächtig gereizt worden sind, dass in Folge dessen sich die Blutgefässe der Bauchorgane zusammengezogen und den Blutdruck in der Schenkelarterie gesteigert hat. Dagegen muss aber angeführt werden, dass ich in meinen früheren Arbeiten [1]) gezeigt habe, dass der Nebennierenextract auf die Peripherie und zwar sehr mächtig einwirkt, so dass bei Hunden mit gänzlich ausgebohrtem Rückenmarke der schon fast bei der Abscisse sich befindende Blutdruck in Folge der Extractinjection sogar über die normale Blutdruckhöhe ansteigt.

Ferner habe ich in meinen Arbeiten [2]) angeführt, dass der Extract zwar auch auf das Rückenmark ein wenig einwirken kann. In den oben erwähnten Versuchen mit hoher Aortaunterbindung handelte es sich aber um so beträchtliche Drucksteigerungen, dass dieselben durch die Annahme einer centralen Einwirkung des Extractes nicht erklärt werden können.

Ausserdem wäre es sehr schwierig, eine so bedeutende Blutdrucksteigerung durch die Contraction der nach Aortaunterbindung mit Blut so spärlich versehenen Bauchgefässe zu erklären.

Den entscheidenden Beweis jedoch gegen die Möglichkeit der Erklärung, dass es sich hier um blosse Reizung der vasoconstrictorischen Centra, sowie um die daraus resultirende Zusammenziehung der Blutgefässe der Bauchhöhle handeln würde, bildete der Umstand, dass in der Mehrzahl der Fälle nach der Extractinjection bei hoch unterbundener Aorta von der Schenkelarterie aus Blutdruckscurven mit deutlichen Pulswellen geschrieben werden konnten. Diese Erscheinung beweist, dass die Arteria cruralis mit den oberhalb der Ligatur befindlichen Blutgefässe in Verbindung stand, und dass die

1) Velich, Ueber die Einwirkung des Nebennierenextractes auf den Blutkreislauf. I und II. Wiener med. Blätter 1896 Nr. 15—20. — Wiener med. Wochenschrift 1898.

2) l. c.

wahre Ursache der Blutdrucksteigerung in einem Blutzuflusse aus den Blutgefässen der oberen Körperpartie zu suchen ist, wobei natürlich die Möglichkeit, dass auch die bulbären und spinalen vasoconstrictorischen Centra zum geringen Theile zur Blutdrucksteigerung beigetragen haben, als etwas, wenn auch nebensächlich es zugegeben werden kann.

Dass die Reizung der erwähnten Centra thatsächlich in den oben geschilderten Versuchen nicht die Hauptursache der Blutdrucksteigerung in der Schenkelarterie bilden konnte, habe ich ferner durch folgende Versuche nachgewiesen.

Es wurde bei Hunden die hohe Aortaunterbindung wie früher durchgeführt und darauf beide Nervi splanchnici oberhalb des Zwerchfells durchgeschnitten, bei einem Hunde wurde ausserdem auch das Rückenmark zwischen dem 4. und 5. Wirbel durchgetrennt. Auf diese Weise wurde der Einfluss der vasoconstrictorischen Hauptcentra, die sich im verlängerten Marke und im Rückenmarke befinden, auf die Blutgefässe der Bauchorgane ausgeschlossen, und dennoch stieg nach Extractinjection in die Jugularvene oder in die Carotis der Blutdruck in der Schenkelarterie von 14 bis 20 auf 160 mm Hg an.

Aus diesen Versuchen geht also deutlich hervor, dass die von mir beobachtete Blutdrucksteigerung in der Schenkelarterie bei Thieren mit hoch unterbundener Aorta durch die Extractwirkung auf die vasomotorische Centra nicht bedingt werden konnte.

Auch die Meinung, dass vielleicht die Reizung der Centra durch den Extract zur Darmcontraction und somit zum Auspressen des Blutes in die Aorta und von da aus in die Arterien geführt hat, wurde durch zwei Versuche widerlegt, bei welchen ich die Bauchhöhle eröffnete und dabei constatirte, dass nach Injection des Nebennierenextractes die Därme keine Bewegung aufwiesen (J. Pal) und der Blutdruck in der Schenkelarterie dennoch von 30 auf 176 mm Hg stieg.

Man musste somit auf Anastomosen zwischen den oberhalb und unterhalb der Ligatur befindlichen Blutgefässen denken.

Zum Zwecke der näheren Beantwortung der Frage, aus welchen Blutgefässen diese Verbindungen stammen, habe ich die aus dem Aortenbogen entspringenden Gefässe bis auf eines unterbunden.

Darauf habe ich die Aortaligatur angelegt und den Nebennierenextract entweder in die Jugularvene oder in die Carotis injicirt. In allen diesen Versuchen steigerte sich der Blutdruck in der

Schenkelarterie ziemlich bedeutend: von 16 bis 25 auf 100 bis 180 mm Hg. Auch in dem Falle, in welchem von den aus dem Aortabogen entspringenden Arterien nur eine der Carotiden allein frei geblieben ist, betrug die Blutdruckhöhe über 100 mm Hg.

Diese Beobachtungen sprachen für die Erklärung, dass alle aus dem Aortabogen entspringenden Arterien nach hoher Unterbindung der Aorta noch in Verbindung mit den unterhalb der Ligatur befindlichen Arterien stehen.

Um sämmtliche Einwürfe in Bezug auf die eventuell ungenügende Compression der Aorta mit dem Ligaturstäbchen auszuschliessen, habe ich später die Aorta definitiv unterbunden und in sechs Fällen sogar an zwei Stellen ligirt und zwischen den Ligaturen durchgeschnitten. Auch in diesen Fällen betrug die Drucksteigerung in der Schenkelarterie nach Extractinjection bis über 200 mm Hg.

Später habe ich 8 Versuche so durchgeführt, dass ich, um die Sternalarterien auszuschliessen, das Sternum unterband, hierauf resecirte und die Haut sowie die Muskulatur zwischen der 7. und 8. oder 9. und 10. Rippe fast bis zur Wirbelsäule durchtrennte. Auf diese Weise wurde das Thier in zwei Hälften getheilt, und dennoch erhob sich der Blutdruck in der Schenkelarterie nach der Extractinjection bis auf 100 mm Hg.

Bei diesen Versuchen wurde auch die Aorta doppelt unterbunden und zwischen den Ligaturen durchgeschnitten.

Die Blutdrucksteigerung war in diesen Versuchen kleiner als bei nicht „halbirten“ Thieren, ein Beweis, dass durch die Spaltung des Thieres eine Reihe von Anastomosen der oberhalb der Ligatur befindlichen Blutgefässe mit jenen unterhalb der Ligatur ausgeschlossen war. Diese Anastomosen lassen sich klar nachweisen, wenn man das Thier an den Stellen, an welchen es entzweigeschnitten wurde, nicht unterbindet.

Wenn man nämlich nach hoher Ligirung der Aorta das Sternum, sowie die Muskulatur um den Körper herum unterhalb der Stelle, an welcher die Aortaligatur angelegt wurde, ungefähr in der Höhe der 9.—10. Rippe durchschneidet, so sieht man die Blutgefässe an den verwundeten Stellen ziemlich stark bluten. Wird nun der Nebennierenextract injicirt, so wird die Blutung in bedeutendem Maasse grösser.

Diese Blutung an sich selbst bildet den besten Beweis für die Leistungsfähigkeit der Anastomosen, welche nach Aortaligatur die

Communication der Arterien der oberen Körperpartie mit jenen der unteren besorgen, und zeigt zugleich, dass diese Anastomosen um den ganzen Körperquerschnitt herum gelagert sind. Wird die Circulation in diesen Anastomosen zerstört, so existiren — wie es die oben erwähnten Versuche, in welchen die Thiere bis zur Wirbelsäule durchgetrennt worden waren, beweisen — noch ziemlich leistungsfähige Anastomosen in der Wirbelsäule.

Behufs Ausschliessung der Einwirkung der bulbären und spinalen vasoconstrictorischen Centra in den Versuchen dieser Art habe ich ferner folgenden Versuch ausgeführt:

Die Aorta wurde doppelt ligirt, zwischen den Ligaturen durchgeschnitten, darauf das Sternum resecirt und das Thier fast bis zur Wirbelsäule in zwei Hälften getheilt. Darauf habe ich die Nervi splanchnici über dem Zwerchfell durchgeschnitten, das Rückenmark zwischen dem 4. und 5. Wirbel getrennt und 5 ccm Nebennierenextract in die Carotis injicirt. Obzwar hier also die Wirkung der vasoconstrictorischen Hauptcentra eliminirt war, so stieg doch der Blutdruck in der Art. femoralis von 12 auf 80 mm Hg.

Einen ähnlichen Erfolg lieferte ein anderer fast ebenso ausgeführter Versuch, nur dass der Extract anstatt in die Carotis in die Vena jugularis ext. injicirt worden war.

Es erhellt somit aus den letzten Versuchen, dass bei der Blutdrucksteigerung in der Schenkelarterie nach der Injection des Nebennierenextractes bei den Thieren mit hoch unterbundener Aorta eine eventuelle Mitwirkung der bulbären und spinalen vasoconstrictorischen Centra keine beträchtliche sein kann. Dies folgt schon auch aus dem oben erwähnten Versuche und steht auch in vollständiger Uebereinstimmung mit meinen früher[1]) publicirten Befunden.

Aus den bisher angeführten Experimenten geht hervor, dass nach Unterbindung der Aorta unter dem Ursprunge der linken Arteria subclavia das Blut durch eine Reihe von um den Körper herum gelagerten Gefässanastomosen im Rückstrome in die unter der Ligatur gelegenen Arterien und aus diesen in die Aorta unterhalb der Ligatur fliesst, aus welcher es sodann in die Blutgefässe der unteren Körperpartie gelangt, allerdings in einer geringeren Menge, die aber genügend ist, um den Blutdruck in der Schenkelarterie auf der Höhe von 12—30 mm Hg zu erhalten.

---

1) Wiener med. Blätter 1896 Nr. 15—20.

Wenn nun der Extract in die Jugularvene oder in die Carotis injicirt wird, so gelangt dieses Agens durch die oben erwähnten Anastomosen in die untere Körperpartie und ruft hier ähnlicherweise wie in der oberen die Zusammenziehung der Blutgefässe durch die Einwirkung auf periphere vasoconstrictorische Apparate hervor. Daraus resultirt dann eine bedeutende Blutdrucksteigerung in den grösseren Arterien der unteren Körperpartie. Ausserdem bewirkt die Extractinjection durch ihre Fähigkeit den Blutdruck zu steigern, dass durch die Anastomosen mehr Blut aus der oberen Körperpartie in die untere fliesst als vor der Injection. Beide Umstände bilden demnach die Ursache der von mir beobachteten Blutdrucksteigerung in der Schenkelarterie.

Sind alle Anastomosen erhalten, so ist die Drucksteigerung gross, weil in die untere Körperpartie mehr Blut und mehr Extract zugeführt wird; wird aber eine Reihe von Anastomosen (z. B. durch Resection des Sternums u. s. w.) functionsunfähig, so ist die Drucksteigerung desto kleiner, je mehr Anastomosen von der Mitwirkung bei der Zufuhr des Blutes sowie des Nebennierenextractes aus der oberen Körperpartie in die untere ausgeschlossen werden.

Davon, dass das Blut nach der hohen Aortaligatur thatsächlich aus den oberhalb der Ligatur sich befindenden Blutgefässen in die untere Körperpartie fliesst, habe ich mich auch durch den folgenden Versuch überzeugt:

Ich habe bei zwei Hunden nach hoher doppelter Ligatur der Aorta dieselbe zwischen den Unterbindungsstellen durchgeschnitten und in die, vom Herzen vollkommen abgetrennte Bauchaorta durch eine Oeffnung ein Glasröhrchen so eingeführt, dass sich dasselbe dicht an die Innenwand der Aorta schmiegte, aber doch hin und her geschoben werden konnte.

Das Röhrchen wurde bis zur unteren Aortaligatur vorgeschoben. Darauf wurden 2 ccm 5 %igen Nebennierenextractes in die Vena jugularis injicirt und das Röhrchen sodann allmählich in der caudalen Richtung verschoben. Je weiter caudal dasselbe zu liegen kam, desto mehr Blut floss aus dem Röhrchen. Auf diese Art konnte der Zufluss des Blutes durch den Refluxus arteriosus aus den unterhalb der Ligatur befindlichen Arterien in die vom Herzen getrennte Aorta demonstrirt werden. Dieser Blutzufluss kann aber nicht anders als dadurch erklärt werden, dass das Blut aus den oberhalb der Ligatur

gelegenen Arterien in jene unterhalb der Ligatur sich befindenden eindringt.

Der Refluxus des Blutes aus den Arterien in die Aorta kann übrigens deutlich gesehen werden, wenn man wie früher experimentirt, aber statt in die untere Aortapartie ein Glasröhrchen einzuführen, die Aorta aufschlitzt und die Mündungen der aus der Aorta entspringenden Arterien beobachtet. Da sieht man nun, dass schon vor der Injection des Nebennierenextractes aus allen Oeffnungen das Blut in die Aorta einfliesst, und dass nach Extractinjection das Einfliessen noch deutlicher wird.

Einen solchen Versuch habe ich auch bei einem Thiere mit über dem Zwerchfell durchgetrennten Nervi splanchnici ausgeführt. Das Thier wurde noch ausserdem auf die oben erwähnte Art bis zur Wirbelsäule in zwei Hälften getheilt. Auch in diesem Versuche habe ich das Einströmen des Blutes in die Aorta direct beobachtet.

Wie schon oben erwähnt, geht somit aus allen bisher aufgezählten Versuchen hervor, dass nach hoher Aortaunterbindung Blut aus den oberhalb der Ligatur liegenden Arterien der unteren Körperpartie zugeführt wird. Ferner kann aus den Versuchen mit Injection des Nebennierenextractes der Schluss gezogen werden, dass Agentien, welche nach Aortaligatur in die oberhalb der Ligatur befindlichen Blutgefässe injicirt werden, mit dem Blute auch in die unterhalb der unterbundenen Stelle gelegenen Gefässe gebracht werden.

Da der Nebennierenextract schon in geringer Menge seine Wirksamkeit entfaltet, bieten die mit ihm ausgeführten Versuche keinen Einblick, ob die in die oberen Gefässe injicirte Substanz in einer beträchtlicheren Menge in die unterhalb der Aortaligatur liegenden Gefässe gelangt. Zur Erhellung dieser Verhältnisse habe ich die folgenden Experimente ausgeführt.

Thieren mit hoch unterbundener Aorta habe ich in die Vena jugularis ext. in der Richtung zum Herzen oder in die Carotis in der Richtung zum Gehirn den mit Natriumjodid gemischten Nebennierenextract (10 g 5 %igen Extractes, in welchem 1 g Natriumjodid gelöst war) injicirt und gefunden, dass im Blute, welches ich zur Zeit der grössten Blutdrucksteigerung aus der Schenkelarterie aufgefangen habe, stets Natriumjodid enthalten war. Die Blutdrucksteigerung in der Schenkelarterie, welche ich bei diesen Versuchen constatirt habe, war ebenfalls ziemlich bedeutend (über 100 mm Hg),

und zwar auch in jenen Versuchen, bei welchen ich den mit Natriumjodid gemischten Extract injicirt habe, nachdem die Thiere bis zur Wirbelsäule getheilt worden waren und denen ich ausser der Aorta auch die Vena cava ascendens und azygos unterbunden habe. Das Natrium jodatum konnte in dem Blute, welches nach der Injection aus der Schenkelarterie in ziemlich beträchtlichem Strome floss (bis 40 g im Laufe nicht einer ganzen Minute), in allen Fällen nachgewiesen werden.

Durch diese Versuche wurde demnach sichergestellt, dass bei hoher Unterbindung der Aorta die durch die Blutgefässe der oberen Körperarterie in den Blutkreislauf eingeführten Stoffe auch in einer für den chemischen Nachweis genügender Menge in die unterhalb der Aortaligatur befindlichen Blutgefässe gelangen, und zwar auch dann, wenn der Körper des Thieres bis zur Wirbelsäule getheilt ist und ausser der Aorta auch die Vena cava ascendeus und die Vena azygos unterbunden sind.

Daraus folgt die Berechtigung der oben angeführten Erklärung, laut welcher die Ursache der in den Arterien der unteren Körperpartie nach Injection des Nebennierenextractes erscheinenden Blutdrucksteigerung in dem Eindringen dieses Extractes in die unterhalb der Ligatur gelegenen Blutgefässe liegt.

Ich stellte mir weiter zur Aufgabe, den Ort der in Rede stehenden Amastomosen in irgend einer Weise kenntlich zu machen. Es gelang mir dies auf folgende Weise:

Wenn man, wie ich es in fünf Fällen gethan habe, den Thieren mit doppelt ligirter und zwischen den Ligaturen durchgeschnittenen Aorta, bei welchen gleichzeitig auch das Sternum unterbunden und resecirt wird, in die Jugularvene in der Richtung zum Herzen eine Lösung von indigschwefelsaurem Natron in grösserer Menge (100 ccm) unter schwachem Drucke und langsam injicirt, so beobachtet man während des Injicirens, dass aus der in die Schenkelarterie eingeführten Canüle blauen Farbstoff enthaltendes Blut zu fliessen beginnt. Bei der Section weisen dann sämmtliche Arterien der unteren Körperpartie, insbesondere an ihrer inneren Wand, eine sattblaue Färbung auf.

Diese Färbung zeigten auch die Organe der Bauchhöhle. Das Zwerchfell erscheint ebenfalls sehr intensiv blau gefärbt. Um auch darüber Klarheit zu erhalten, ob die Injection in die Vena jugularis oder in das cerebrale Ende der Carotis irgend welche

Unterschiede aufweise, variirte ich die oben beschriebenen Versuche derart, dass der genannte Farbstoff in die Carotis cerebralwärts injicirt wurde.

Bei diesen Versuchen wurden 50—100 ccm Farbstoff injicirt. Einige Versuche dieser Art wurden an Hunden vorgenommen, welche bis zur Wirbelsäule in zwei Hälften getrennt waren und bei denen neben der Aorta auch die Vena cava ascendens sowie die Vena azygos unterbunden war. Bei allen diesen Versuchen rief die Injection eine sehr intensive Färbung der Bauchgefässe und Bauchorgane, namentlich der Nieren, des Magens und in einem Falle (bei einer Hündin nach dem Wurfe, auch eine starke Färbung des Uterus hervor. Die grösseren Blutgefässe der Leber waren stets blaugefärbt.

Bei der Section der Thiere mit hoch unterbundener Aorta, Vena cava ascendens und Vena azygos und bis zur Wirbelsäule getheilten Körper wurden von mir die in der Spongiosa der Wirbel und in dem Wirbelcanale, unterhalb der Aortaligatur verlaufenden Blutgefässe untersucht und insgesammt blau gefärbt befunden. — Aus dem Mitgetheilten ergibt es sich, dass die Ligirung der Aorta thoracica, also die Unterbindung an einer tiefer gelegenen Stelle, wohl denselben Erfolg haben wird. Um mir aber hierüber eine volle Gewissheit zu verschaffen, habe ich fast alle oben angeführten Versuche auch an Thieren ausgeführt, bei welchen die Aorta weiter vom Herzen und zwar entweder in der Mitte des Brustkorbes oder dicht über dem Zwerchfell oder schliesslich in der Bauchhöhle unterbunden wurde.

In diesen Fällen konnten, wie übrigens voraus zu sehen war, gleiche Erscheinungen beobachtet werden, wie bei hoher Unterbindung.

Aus den Erfolgen sämmtlicher hier angeführten Versuche geht demnach hervor, dass die Meinung von Mall und seinen Vorgängern, laut welcher nach Unterbindung der Aorta unmittelbar unter dem Ursprunge der linken Arteria subclavia kein Blut mehr in die unterhalb der Ligatur befindlichen Blutgefässe gelangt, unrichtig ist. Die Blutgefässe der Bauchhöhle communiciren nach hoher Unterbindung ebenso mit den oberhalb der Ligatur befindlichen Gefässen, als wenn die Aorta in grösserer Entfernung vom Herzen unterbunden wird. Zugleich geht aus meiner Arbeit in methodischer Hinsicht der Schluss hervor, dass jene Versuche, bei welchen die Supposition gemacht wurde, dass nach hoher Aortaligatur, die unterhalb der

Ligatur befindlichen Arterien mit den oberhalb der Ligatur befindlichen nicht communiciren, zu nicht erwiesenen Folgerungen geführt haben. Zu diesen Experimenten gehören die Versuche von Mall[1]) und jene Versuche, bei welchen Thieren mit unterbundener Aorta Gifte in die Venen oder Arterien der oberen Körperpartie injicirt wurden, und aus den Wirkungen, welche nach der Injection in der unteren Körperpartie eintraten, auf den Einfluss dieser Stoffe auf das Gehirn, das verlängerte Mark und den oberen Theil des Rückenmarkes geschlossen wurde.

Eine kurze Uebersicht der Resultate ergibt: Nach Unterbindung der Aorta dicht unter dem Ursprunge der linken Arteria subclavia enthält die Schenkelarterie immer noch Blut. Wenn man den Blutdruck durch Injection des Nebennierenextractes steigert, so fliesst das Blut aus der Schenkelarterie immer in bedeutendem Maasse ab.

Der Blutdruck in der Schenkelarterie nach hoher Unterbindung der Aorta erhält sich über der Abscisse. Injicirt man in die Jugularvene oder in die Carotis den Nebennierenextract, so erhebt sich der Blutdruck in der Schenkelarterie bedeutend, und oft erscheinen dann auf der Curve die Pulswellen.

Wird die Aorta und zugleich alle aus dem Aortabogen entspringenden Arterien mit Ausnahme der Carotis unterbunden, oder durchschneidet man nach doppelter hoher Ligatur die Aorta und unterbindet die Vena cava ascendens und die Vena azygos, durchtrennt beide Nervi splanchnici und spaltet das Thier transversal in zwei Theile (dass sie nur durch die Wirbelsäule in Verbindung stehen), so bewirkt die Injection des Nebennierenextractes in die Jugularvene oder in die Carotis noch eine Drucksteigerung in der Schenkelarterie. Das Einströmen des Blutes, den Refluxus arteriosus in die Aorta kann man direct beobachten.

Injicirt man in die Jugularvene oder in die Carotis bei Thieren mit hoch unterbundener Aorta, sowie bei Thieren, bei welchen neben der Aorta auch die Vena cava ascendens und die Vena azygos unterbunden war, Chemikalien, wie Jodnatrium oder indigschwefelsaures Natron, so kann man dieselben in dem Blute der Arteria cruralis nachweisen. Bei der Anwendung der letzteren Substanz kann eine charakteristische Färbung des Zwerchfells, sowie der Bauchgefässe und Bauchorgane erzielt werden.

1) Mall, l. c.

Alle hier angeführten Beobachtungen kommen auch dann in Erscheinung, wenn die Aorta weiter vom Herzen unterbunden wird.

Aus den hier angeführten Resultaten geht somit hervor, dass jene Versuche, welche auf Grund der Hypothese, dass nach Unterbindung der Aorta die Blutgefässe der unteren Körperpartie mit den Blutgefässen der oberen Körperpartie nicht communiciren, ausgeführt worden sind, zu nicht nachgewiesenen Schlüssen geführt haben.

Ueber die Verseifbarkeit einiger Säureimide (Diamide) und Aminsäuren durch Fermente.

Von

Dr. **M. Gonnermann.**

Den in diesem Archiv Bd. 89 S. 493 veröffentlichten Untersuchungen über die Verseifbarkeit einiger Säure-Amide und -Anilide durch Fermente reihen sich die nachstehenden als Ergänzung an; es kann daher von der Wiedergabe der allgemeinen Methode des Verfahrens abgesehen und auf die erste Arbeit verwiesen werden; nur die Abweichungen, welche die Imide (Diamide) bei den einzelnen Versuchen bedingen, sollten Erwähnung finden; bemerkt soll aber hier auch sogleich werden, dass ich die Unlöslichkeit des Fluornatriums in 55 % igem Alkohol, auf die ich in meiner ersten Versuchsreihe noch nicht aufmerksam geworden war, jetzt wiederholt zur Entfernung dieses oft störend wirkenden Stoffes aus den Versuchsgemischen benutzt habe.

Die verwendeten Fermente sind dieselben geblieben wie bei der ersten Versuchsreihe; die Organe — Leber und Niere — stammten gleichfalls vom Schaf. Die zur Prüfung gelangten Imide und Aminsäuren waren folgende: Oxaminsäure, Succinimid, Succinaminsäure, Dibenzamid, Disalicylamid, Phtalimid, denen sich Parabansäure anschloss. Versuche mit Diacetamid und Oximid habe ich nicht ausgeführt, weil die Darstellung dieser beiden Präparate zu umständlich ist; bei dem Diacetamid ist zudem ohne Weiteres nach meinen Versuchsresultaten anzunehmen, dass dasselbe durch diejenigen Fermente zerlegt wird, die das Acetamid spalten[1]). An Stelle des Oximids andererseits glaubte ich Oxamin-

---

1) Während diese Arbeit druckfertig war, kommt mir durch Prof. Nasse ein Abdruck eines Vortrages von F. Hofmeister: Ueber den Bau des Eiweissmoleküls, gehalten auf der 74. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad (Naturwissensch. Rundschau Bd. 17 Nr. 42 u. 43. 1902), zur Hand,

säure setzen und im Falle der Nichtzersetzung durch Fermente und Histozyme auf ein gleiches Verhalten des Oximids selbst schliessen zu dürfen.

Versuche über die Zersetzung der hier in Frage kommenden Imide im Thierkörper sind nur von Fr. Koehne[1]) angestellt worden; bei dem Succinimid, Dibenzamid und Phthalimid wird der von Koehne erhaltenen Resultate gedacht werden.

Succinimid und Phthalimid waren von Kahlbaum-Berlin bezogen; die übrigen Präparate habe ich selbst dargestellt.

Oxaminsäure.

Der Darstellung der Oxaminsäure lag zunächst die Arbeit von Ost und Mente[2]) zu Grunde. Nach Balard[3]) soll das saure Ammoniumoxalat im Oelbad auf 220°—230° erhitzt werden, die Masse wird hierbei anfangs flüssig, dann teigig und bläht sich schliesslich unter Entwicklung von Ammoncarbonat auf. Ost und Mente geben die Zersetzungstemperatur bei 140° an, bis die Masse zähe wird, — es ist mir nicht gelungen, bei dieser Temperatur eine solche Masse zu erlangen, sondern dieser Zustand trat erst bei 180° ein.

Nach dieser Vorschrift arbeitend, musste bald auffallen, dass das oxaminsaure Baryum in Lösung bleiben soll, während zur Darstellung dieses Salzes oxaminsaures Ammonium durch Baryumchlorid umgesetzt wird, — d. h. oxaminsaures Baryum fällt aus[4]), wie denn auch die meisten Salze der Oxaminsäure sehr schwer in Wasser löslich sind.

---

in welchem es heisst: „Das auf Eiweiss so kräftig wirkende Trypsin ist nicht im Stande, Hippursäure zu spalten oder auch nur aus sonst so labilen Säureamiden wie Acetamid und Asparagin den Ammoniakrest abzutrennen.“ Ich habe daraufhin meine Versuche wiederholt und fand die Resultate der ersten Versuchsreihe voll bestätigt: Trypsin verseift Acetamid unter Abspaltung von Essigsäure; es entwickelte sich sogar beim Eindampfen des Hauptversuches Ammoniak, welches rothes Lackmuspapier bläute, während im Controlversuch Acetamid sich verflüchtigt und blaues Lackmuspapier durch die Dämpfe schwach geröthet wird.

1) Ueber das Verhalten einiger Säureimide im thierischen Organismus. Aus dem Institut für physiol. Chemie und Pharmakologie in Rostock (Director Prof. Dr. O. Nasse). Inaug.-Dissert. Rostock 1894.

2) Berichte d. chem. Gesellsch. Bd. 19 S. 3229.

3) Annal. f. Chem. Bd. 42 S. 197.

4) Engström, Annal. f. Chem. 1856 S. 453.

Die Ausbeute war übrigens sehr gering.

Viel schneller und ganz glatt im Verlauf erhält man die Oxaminsäure nach Toussaint[1]) aus Oxamid durch Kochen mit Ammoniak; nach vierstündigem Kochen war das Oxamid vollständig gelöst und, da beim Erkalten der Lösung keine Ausscheidung erfolgte, in Oxaminsäure übergegangen; die heisse Lösung wurde filtriert und so lange eingedampft, bis beim Herausnehmen einer Probe dieselbe sofort erstarrte; dann wurde starke Salzsäure bis zur stark sauren Reaction unter Umrühren zugefügt und das Gemisch 24 Stunden stehen gelassen. Auf Zusatz der Salzsäure schied sich die Oxaminsäure sofort als weisses Pulver aus; die überstehende Flüssigkeit wurde abgegossen, der Niederschlag mit alkoholhaltigem Wasser, welche zwar Salmiak, jedoch nicht Oxaminsäure löst, ausgesüsst und schliesslich auf dem Saugfilter mit verdünntem Alkohol ausgewaschen, bis Silberlösung keine Trübung bewirkte. Eine Probe des getrockneten, weissen Pulvers in heissem Wasser gelöst gab auf Zusatz von etwas Ammoniak durch Calciumchlorid keine Trübung; ebenso wurde Permanganatlösung bei Gegenwart von Schwefelsäure nach fünf Minuten nicht entfärbt, so dass ich wohl annehmen kann, dass die Oxaminsäure völlig frei von Oxalsäure war.

Die nun folgenden Versuche mit Fermenten lehnen sich ganz denen mit Oxamid an: von den Filtraten wurden 50 ccm, entsprechend 0,25 Oxaminsäure, abgenommen, durch Ammoniak alkalisch gemacht aufgekocht, nochmals filtrirt, das Filtrat siedendheiss mit Essigsäure übersättigt und noch heiss mit 10 %iger Calciumchloridlösung versetzt, ein entstehender Niederschlag mit heissem Wasser ausgewaschen, bis Ammoniumoxalat keine Trübung mehr gab, und auf Oxalsäure in stark schwefelsaurer Lösung durch Permanganat geprüft.

Versuche mit thierischen Fermenten.

Pepsin. Es wurden nur 1,6 ccm Permanganatlösung verbraucht, und blieb die Farbe eine halbe Stunde unverändert, — ganz gleich wie bei den Versuchen mit Oxamid; Oxaminsäure wird durch Pepsin nicht in Oxalsäure übergeführt.

Trypsin. Die zugesetzten 25 ccm Sodalösung wurden durch die Oxaminsäure völlig neutralisirt, so dass sich ein weiterer Zusatz

1) Annal. f. Chem. Bd. 120 S. 237.

von 25 ccm nöthig machte; eine Umsetzung in Oxalsäure fand nicht statt.

Ptyalin ist ohne Einwirkung.

Versuche mit Histozymen.

Leber wirkt nicht auf Oxaminsäure ein, wie daraus hervorgeht, dass der Verbrauch an Permanganat sehr gering und in beiden Versuchen ziemlich das Gleiche war; es müssten bei einer Umsetzung in Oxalsäure 0,3 Oxaminsäure — ich nehme an, dass ein Theil in dem Pressrückstand geblieben ist — 76 ccm $^1/_{10}$ Permanganatlösung benöthigt haben.

Niere war gleichfalls wirkungslos.

Versuche mit pflanzlichen Fermenten.

Maltin und Invertin sind unwirksam.

Emulsin. Das Emulsin löste sich im Hauptversuch nicht auf, jedenfalls in Folge der sauren Reaction des Gemisches; nach zweitägigem Stehen nahm ich die Prüfung auf Oxalsäure vor, fand jedoch keine; ich fügte somit einem neuen Versuch 30 ccm Sodalösung hinzu, — das Emulsin blieb in trüber Lösung, und auch in diesem Versuch war Oxalsäure nicht nachzuweisen.

Aus meinen Versuchen mit den einfachen Oxalsäure-Amiden geht hervor, dass dieselben durch alle angewandten Enzyme nicht gespalten werden, auch unzersetzt und, im chemischen Sinn, unschädlich den Thierkörper passiren, wie ich als sicher angenommen habe und durch Kobert's neue Versuche mit reinem Oxamid, wie er mir mittheilte, bestätigt worden ist. Anders dagegen steht es mit den complicirten Verbindungen — insbesondere Parabansäure, Alloxan und Alloxantin —, die nach den Versuchen von Koehne im Thierkörper fast vollkommen zerstört werden. Durch welche Kräfte dies geschieht, ergeben die anschliessenden Versuche; was das Wie angeht, so ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass aus den genannten Körpern zunächst Oxalsäure abgespalten wird — bei der Parabansäure wahrscheinlich nach vorgängiger Umwandlung in Oxalursäure —, die denn, wie auch Koehne aus dem Nichtauftreten von Oxalursäure im Harn schliesst, sofort weiter zerfällt. Der Vollständigkeit wegen führte ich einige Versuche mit Parabansäure

$$NH\left\langle\begin{matrix}CO - CO \\ | \\ CO - NH\end{matrix}\right.$$

aus; diese geht sehr leicht unter Aufnahme von

Wassermolekülen in Oxalursäure und Oxalsäure über; es ist demnach eine Umsetzung durch Fermente leicht zu erkennen, wenn im Reactionsgemisch sich Oxalsäure nachweisen lässt. Koehne gibt als charakteristische Reaction für Parabansäure an — und bezieht sich auf „Harnanalyse" von Neubauer und Vogel und auch Beilstein —, dass ammoniakalische Chlorcalciumlösung in der Kälte keinen Niederschlag gibt; in der „Harnanalyse"[1]) finde ich jedoch folgende Angabe, die sich nicht auf Parabansäure, sondern auf Oxalursäure bezieht: „Versetzt man eine wässrige, mässig verdünnte Lösung von oxalursaurem Ammon mit Chlorcalcium und Ammoniak, so entsteht kein Niederschlag; die Flüssigkeit bleibt vollkommen klar; erwärmt man dagegen die Mischung, so tritt sehr bald, noch weit vor der Siedhitze, Trübung ein, und oxalsaurer Kalk scheidet sich massenhaft aus. Dieses Verhalten ist unzweifelhaft die empfindlichste Reaction, mit welcher sich noch unglaublich kleine Mengen von Oxalursäure erkennen lassen, sobald man das Mikroskop zu Hülfe nimmt." —

Nach diesen Angaben Neubauer's würde also, falls in den Versuchsgemischen sich oxalsaurer Kalk ausscheidet, die Parabansäure bereits durch Einwirkung von Fermenten in Oxalursäure übergegangen sein. Wie äusserst schnell diese Umsetzung eintritt, ergeben die nachfolgenden Versuche.

Um nun aber sicher zu sein, dass die eventuell nachgewiesene Oxalsäure nur durch Einwirkung der Fermente entstanden ist, dampfte ich eine schwach durch Soda alkalisch gemachte Lösung von Parabansäure (0,5 : 100) Kahlbaum auf dem Wasserbad zur Trockne ein, nahm das blendend weisse Pulver im Wasser auf, übersättigte die Lösung mit Salzsäure, fügte Ammoniak und Chlorcalciumlösung zu und beobachtete, dass sofort ein starker Niederschlag eintrat, welcher unter dem Mikroskop krystallinische Gebilde schwer erkennen liess; jedoch erschienen die charakteristischen Formen des Calciumoxalates, als der Niederschlag in etwas Salzsäure und Wasser gelöst und Ammoniak vorsichtig übergeschichtet wurde, — bis sich die Flüssigkeit vollständig geklärt hatte.

Nach diesem überraschenden Resultat leitete ich folgende Versuche ein:

1. eine Lösung von Chlorcalcium, mit Ammoniak versetzt, wurde erwärmt und bei Seite gestellt;

1) Neubauer und Vogel S. 34.

2. eine Lösung von Parabansäure mit Ammoniak neutralisirt und sofort mit Chlorcalcium versetzt;
3. die gleiche Lösung drei Stunden stehen gelassen und dann mit Chlorcalcium versetzt;
4. die gleiche Lösung auf dem Wasserbad erwärmt, abgekühlt und derselben Chlorcalcium zugegeben;
5. eine Lösung von Parabansäure im Wasserbad von 60 ° ½ Stunde erwärmt, dann Ammoniak und Chlorcalcium zugefügt

und beobachtet, dass bei

1. keine Veränderung eintrat, da selbstverständlich;
2. nicht sofort ein Niederschlag entstand, jedoch nach schwachem Erwärmen;
3. ein Niederschlag nach einigen Secunden sich bildete;
4. der Niederschlag sofort eintrat;
5. nicht sofort, jedoch nach kurzem Stehen bei Zimmertemperatur ein Niederschlag entstand.

Die Niederschläge bestanden aus Calciumoxalat.

Nach diesen Versuchen wird somit die Parabansäure bei Gegenwart von Soda und Ammoniak selbst bei niedrigerer Temperatur, als sie beim Eindampfen auf dem Wasserbad erzielt wird, sowie bereits beim einfachen Erwärmen einer wässrigen Lösung derselben auf 60 ° C. schon in Oxalsäure umgesetzt; da nun auch eine ammoniakalische Parabansäurelösung für sich bereits nach einigen Stunden verändert wird und mit Chlorcalciumlösung einen Niederschlag von Calciumoxalat gibt, sämmtliche Versuchsflüssigkeiten aber, besonders diejenigen mit thierischen Organen, um die Eiweissstoffe zu entfernen, erwärmt oder aufgekocht werden müssen, so können die Resultate der Versuche über die Einwirkung von Fermenten auf Parabansäure nur sehr zweifelhafter Natur sein, und habe ich aus diesem Grunde solche nicht ausgeführt; es lässt sich also leider experimentell nicht nachweisen, in welchen Organen die Bildung von Oxalursäure oder Oxalsäure aus Parabansäure vor sich geht, — vielleicht schon im Magen durch die Salzsäure oder im alkalischen Dünndarm?

Succinimid.

Bei diesen Versuchen machte ich anfangs die Erfahrung, dass bei allen Aetherausschüttelungen der Haupt- und Controlversuche

stets ein stickstoffhaltiger Rückstand erhalten wurde; es musste mich dies befremden, da bei dem Zusatz von Phosphorsäure etwa gebildete Succinaminsäure in den Aether nicht übergehen konnte, weil diese in Aether und Alkohol unlöslich ist, und die erhaltenen Krystalle die rhombischen Tafeln des Succinimids zeigten. Es lag also die Möglichkeit nahe, dass das Succinimid sich schwerer in Aether und Alkohol löst, als in der Literatur angegeben ist, und daher der Verdampfungsrückstand nicht genügend mit Aetheralkohol ausgeschüttelt worden war.

Um die Gegenwart der Bernsteinsäure nachzuweisen, benutzte ich die Fällbarkeit von Eisenoxydlösungen durch ihre Neutralsalze in der Siedhitze; den vom Aetheralkohol ungelösten, von Succinimid völlig befreiten, getrockneten Rückstand extrahirte ich mit 55 %igem Alkohol, welcher nach meinen bereits erwähnten Versuchen kaum eine Spur des sehr störend wirkenden Fluornatriums aufnimmt, dagegen Natriumsuccinat leicht löst, verdampfte das Filtrat zum Theil, neutralisirte und prüfte mit Eisenchloridlösung: eine beim Erhitzen auftretende gallertartige Ausscheidung konnte nunmehr nur durch die Gegenwart von Bernsteinsäure bedingt sein, denn Succinaminsäure färbt zwar Eisenchloridlösung dunkel blutroth, lässt jedoch kein basisches Salz beim Erhitzen ausfallen, und Succinimid gibt mit Eisenlösung überhaupt keine Farbenreaction.

Versuche mit thierischen Fermenten.

Pepsin. Das Versuchsgemisch wurde unter Zusatz von etwas Natriumbicarbonat zur Trockne eingedampft. Bernsteinsäure war nicht nachzuweisen, wohl aber trat eine Dunkelfärbung der Eisenchloridlösung ein, so dass Succinimid durch Pepsin nur in Succinaminsäure übergeführt wird.

Trypsin. Der alkoholische Verdampfungsrückstand, mit sehr wenig Wasser aufgenommen, wurde durch verdünnte Salzsäure genau neutralisirt; auf Zusatz von Eisenchlorid und Erwärmung entstand eine tief braunrothe Flüssigkeit, welche beim Kochen keine Ausscheidung gab; eine andere Probe entwickelte mit Kalilauge Ammoniak, so dass ich annehmen möchte, dass auch durch Trypsin keine Abspaltung von Bernsteinsäure aus Succinimid bewirkt, sondern nur Succinaminsäure gebildet wird.

Ptyalin ist ohne Einwirkung.



Versuche mit Histozymen.

Der filtrirte, unter Zusatz von etwas Natriumbicarbonat eingedampfte Digestionsauszug wurde eingedampft, der Rückstand durch Aetheralkohol vom Succinimid befreit, das Ungelöste nach Verdampfen der Flüssigkeit mit 55%igem Alkohol ausgezogen und nach Neutralisation der Lösung auf die Umsetzungsproducte weitergeprüft, wie bei den Enzymen angegeben. Leider störte der Extractionsfarbstoff in der Lösung die Farbenreaction etwas.

Leber. Die möglichst verdünnte Lösung wurde nach dem genauen Neutralisiren mit Eisenchloridlösung versetzt und bis zum Sieden erhitzt; es entstand hierbei ein dunkelrother, gelatinöser Niederschlag, und da eine Probe, mit starker Kalilauge gekocht, kein Ammoniak entwickelte, durch die entwickelten Dämpfe weder Curcumapapier gebräunt noch rothes Lackmuspapier gebläut wurde, so kann auf Abwesenheit von Succinimid und Succinaminsäure sicher geschlossen werden: es ist durch das Leberhistozym aus Succinimid Bernsteinsäure abgespalten worden, welche auch andererseits beim Ausschütteln der mit Phosphorsäure übersättigten Lösung mit Aether und Verdampfen desselben in Krystallen erhalten wurde.

Niere. Die mit Aether und 55%igem Alkohol ausgezogenen Rückstände wurden in Wasser gelöst und mit Eisenchloridlösung versetzt: Succinaminsäure und Bernsteinsäure waren nicht nachzuweisen; Nierenhistozym ist ohne Wirkung.

Aus den erwähnten Versuchen von Koehne ergibt sich klar, dass bei Fütterungsversuchen mit Hunden nur ein sehr geringer Theil des in den Körper eingebrachten Materials denselben unzersetzt passirt, der grösste Teil dagegen im Thierkörper in Bernsteinsäure umgewandelt wird und diese selbst dann, wie die Untersuchungen von v. Longo[1]) und Erdmann[2]) zeigen, in demselben vollkommen zerfällt.

Versuche mit pflanzlichen Fermenten.

Maltin, Invertin und Emulsin sind ohne Einwirkung auf Succinimid.

---

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 1 S. 214.

2) Ebenda, Anmerkung.

Succinaminsäure.

Durch die soeben mitgetheilten, mit Succinimid angestellten Versuche ist erwiesen, dass die meisten Fermente wirkungslos sind, die wirksamen aber, Pepsin und Trypsin, dieses Imid zwar spalten, aber auch nur bis zur Bildung von Succinaminsäure. So sind denn Prüfungen mit diesen beiden zuletzt genannten Fermenten naturgemäss überflüssig; die mit den übrigen waren voraussichtlich erfolglos, doch habe ich sie der Vollständigkeit wegen noch angestellt. Ebenso habe ich auch noch Versuche mit Leberhistozym gemacht, um festzustellen, ob Succinaminsäure nicht allein im Entstehungszustande, sondern auch als geschlossenes Molekül zerlegt wird.

Zur Darstellung der Succinaminsäure hat sich mir am meisten folgendes Verfahren bewährt: Ein Gemisch von 30,0 Succinimid, 48,5 — die äquivalente Menge — Barythydrat und 200,0 frisch ausgekochten destillirten Wassers wurde im Erlenmayer-Kolben mit eingesenktem Thermometer bis 75° 24 Stunden erwärmt; da bei dieser Temperatur sich kein Ammoniak entwickelt, so ist die Einwirkung des Baryumhydroxyds auf Succinaminsäure weniger energisch. als bei Anwendung von Calciumhydroxyd beobachtet.

Vortheilhaft ist es, sich erst Barytwasser frisch darzustellen, da sich immer wieder etwas Baryumcarbonat ausscheidet, und in das Filtrat bei 75° C. das Succinimid einzutragen; dasselbe löst sich sofort, und eine spätere schwache Trübung von Baryumcarbonat kann man unberücksichtigt lassen. Zum Abscheiden der Säure aus dem succinaminsauren Baryum soll eine geringe Menge des Salzes unzerlegt bleiben; ich entnahm daher der alkalischen Lösung 30 ccm, fällte die übrige Menge mit verdünnter Schwefelsäure genau aus und fügte die zurückbehaltene Menge zu; das Filtrat wurde vorsichtig concentrirt, in eine grosse Menge mit etwas Aether vermischten Alkohols unter stetem Rühren in dünnem Strahl eingegossen und die Ausscheidung einige Tage zur völligen Klärung beiseitegestellt. Das mit Aetheralkohol ausgewaschene feine weisse Pulver gab in Wasser gelöst auf Zusatz von Eisenchloridlösung beim Erwärmen eine tief dunkle Färbung, beim Kochen jedoch keine Ausscheidung, so dass das Präparat frei von Bernsteinsäure war. Diese Reaction benutzte ich zur Erkennung der Succinaminsäure für sich wie auch neben Bernsteinsäure; eine dunkelgefärbte Flüssigkeit mit einem gallertigen Niederschlag beim Kochen enthält beide Säuren;

ist die Flüssigkeit dagegen über dem Niederschlag farblos, so war nur Bernsteinsäure zugegen: denn Succinimid gibt mit Eisenchlorid keine Reaction. Da sich bernsteinsaures Natrium, wie mich Versuche lehrten, leicht in 55 %igem Alkohol auflöst, Fluornatrium dagegen wie schon erwähnt, nicht, so bedarf es demgemäss nur des Ausschüttelns der bei den Versuchen erhaltenen Verdampfungsrückstände mit verdünntem Alkohol, um in dieser Lösung nach genauer Neutralisation direct auf Bernsteinsäure prüfen zu können; ausserdem verdampfte ich die alkoholische Lösung auf dem Wasserbad, nahm den Rückstand mit wenig Wasser auf und versetzte mit viel Alkohol, filtrirte die Ausscheidung ab, wusch mit Alkohol nach, löste in Wasser und prüfte weiter.

Versuche mit thierischen Fermenten.

Ueber Pepsin und Trypsin ist das oben Gesagte zu vergleichen.

Ptyalin war wirkungslos.

Versuche mit Histozymen.

Hier kam es darauf an, in Folge des stark gefärbten Digestionsauszuges, die Eisenreaction deutlich zu machen; es wurde daher der alkalische Verdampfungsrückstand zunächst mit Aether ausgeschüttelt, um Fett zu beseitigen; den Rückstand zog ich mit 55 %igem Alkohol aus, um Natriumsuccinat in Lösung zu bekommen, und nach mehrmaligem Wiederlösen, Schütteln mit Aether u. s. w. blieb schliesslich ein schwach gelblichgefärbter Rückstand, welcher, in Wasser gelöst und neutralisirt, mit Eisenlösung geprüft werden konnte.

Leber. Es trat beim Aufkochen der Probeflüssigkeit mit Eisenlösung eine starke Dunkelfärbung ein, jedoch keine Fällung, so dass ich annehmen muss, dass ein Theil der Succinaminsäure noch unzersetzt vorhanden ist, ein Theil derselben jedoch in Bernsteinsäure übergeführt, diese aber zweifellos weiterzerlegt ist, weil Succinimid durch Leber in Bernsteinsäure übergeführt wird.

Niere. Beim Erhitzen mit Eisenchloridlösung entstand keine gelatinöse Ausscheidung, so dass eine Bildung von Bernsteinsäure nicht anzunehmen ist.

Versuche mit pflanzlichen Fermenten.

Die pflanzlichen Fermente Invertin, Maltin und Emulsin sind wirkungslos auf Succinaminsäure.

Dibenzamid.

Dieses Präparat musste erst dargestellt werden, und sollen nach Barth und Senhofer[1]) in ein Gemisch von 7 Theilen rauchender Schwefelsäure und 4 Theilen wasserfreier Phosphorsäure allmählich 7 Theile Benzonitril eingetragen, die Masse durchgeschüttelt und nach einigen Stunden mit viel Wasser versetzt werden. Die Krystalle krystallisirt man aus Alkohol um.

Nach dieser einfach erscheinenden Vorschrift kommt man nicht zum Ziel, denn dem dick-öligen Säuregemisch sind die vorgeschriebenen Mengen Benzonitril „allmählich" — d. h. doch nach und nach oder in kurzen Pausen — nicht zuzufügen, weil bereits nach der Zusetzung der Hälfte an Benzonitril die Gesammtmischung steinhart wurde. Den zweiten Versuch mit 50,6 Benzonitril führte ich mit besserem Erfolg so aus, dass ich das Säuregemisch in einen starken Porzellanmörser gab und unter stetem Rühren ununterbrochen in dünnem Strahl die völlige Menge Benzonitril zufügte; hierbei trat natürlich eine Erwärmung ein, welche etwas Benzonitril verflüchtigte, allein das Gemisch konnte bis zuletzt, wenn auch schwierig durch seine steife Consistenz, gut durchgerührt werden, — ein „Durchschütteln", wie ich es zuerst nach der Originalvorschrift im Kolben vornehmen wollte, ist geradezu unmöglich.

Die Masse war bald steinhart geworden, blieb bis zum nächsten Tag stehen, liess sich sehr schwer kleinstückenweis aus dem Mörser bringen, — Porzellanschalen gehen hierbei sicher entzwei; die Stücke zerrieb ich fein, fügte wenig Wasser hinzu und erzielte dadurch nach einiger Zeit ein gleichmässiges, syrupöses Gemisch, welches, noch etwas mehr verdünnt, unter Rühren in die 300fache Menge Wassers an Benzonitril eingegossen, schnell eine milchige Flüssigkeit gab, aus sehr feinen Flöckchen von Dibenzamid bestehend. Die vollständige Ausscheidung des Productes dauert mindestens drei Tage; der abfiltrirte, ausgesüsste und abgepresste Niederschlag wurde in heissem Alkohol gelöst, auf dem Wasserbad mit warmem Wasser bis zur eintretenden Trübung versetzt und die Flüssigkeit zur Krystallisation beiseitegestellt; die Mutterlaugen wurden weiterverarbeitet, als noch farblose, geruchfreie Krystalle sich ausschieden.

---

1) Berichte d. chem. Gesellsch. Bd. 9 S. 975.

Die Ausbeute betrug gegen 16 % des Benzonitrils, — immer eine geringe.

Unlöslich in Wasser, leicht löslich in Alkohol, zeigt das Benzdiamid unter dem Mikroskop die der Benzoësäure ähnlichen Fahnengruppen wie auch grosse Nadeln, so dass der sichere Nachweis der Säure erschwert ist, wenn nicht die rhombischen Platten mit den abgesetzten Längsseiten vorhanden sind. Alle Versuchsgemische wurden mit etwas Natriumbicarbonat eingedampft, der Rückstand mit Wasser wieder aufgenommen, das Filtrat eingeengt, mit Phosphorsäure übersättigt, mit Aether öfter ausgeschüttelt, diese Lösung vorsichtig verdampft: das mikroskopische Bild sowie die Eisenreaction gaben mir die Sicherheit von der Gegenwart der Benzoësäure oder Hippursäure.

Versuche mit thierischen Fermenten.

Pepsin. Beim Verdampfen des ätherischen Auszuges auf dem Deckglas zeigten sich federfahnenartige Gebilde, die wohl auf Benzoësäure schliessen liessen; nach dem völligen Eindampfen im Schälchen resultirten neben den grossen, balkenförmigen Krystallen des Dibenzamids, auch die Tafeln der Benzoësäure; es wird sonach das Dibenzamid durch Pepsin zum Theil in Benzoësäure übergeführt.

Trypsin; eine Verseifung des Dibenzamids war nicht eingetreten.

Ptyalin ist ohne Einwirkung.

Versuche mit Histozymen.

Leber. Der ätherische Auszug, erhalten aus dem mit Phosphorsäure angesäuerten Rückstand, gab beim Verdampfen tafelförmige Krystalle, die als Benzoësäure angesehen werden konnten; beim Kochen mit starker Lauge entwickelte sich jedoch auch Ammoniak, welches rothes Lackmuspapier bläute; desshalb wurde der Verdampfungsrückstand mit verdünnter Sodalösung längere Zeit digerirt, die Flüssigkeit abfiltrirt, mit Phosphorsäure übersättigt, mit Aether ausgeschüttelt und dieser verdampft: es erschienen nunmehr die charakteristischen Krystalle der Benzoësäure mit ihren abgesetzten Längsseiten wie auch gekreuzte Complexe der Hippursäure. Ein anderer Theil der Flüssigkeit wurde mit einem Tropfen Eisenchloridlösung versetzt und erhitzt: es entstand eine tief blutrothe Färbung, welche meiner Ansicht nach in diesem Fall nur auf die Gegenwart von Benzoësäure zurückzuführen ist; eine isabellfarbene Ausscheidung von basischem hippursaurem Eisen trat allerdings nicht ein.

Es wirkt also das Leberhistozym auf Dibenzamid in gleicher Weise verseifend ein wie auf Benzamid.

Niere. Durch das Nierenhistozym wird Dibenzamid gleichfalls in Benzoësäure übergeführt.

Aus den Fütterungsversuchen von Koehne geht hervor, dass das Dibenzamid im Thierkörper unter Bildung von Benzoësäure zersetzt und diese als Hippursäure ausgeschieden wird.

Versuche mit pflanzlichen Fermenten.

Bei den Einwirkungen von Invertin, Maltin und Emulsin waren Verseifungsproducte nicht nachzuweisen.

Disalicylamid.

Dieses Präparat stellte ich nach der Vorschrift von Schulerud[1]) dar durch Ueberleiten von Salzsäuregas über in einem Verbrennungsrohr vertheiltes und langsam erhitztes Salicylamid. Das erstarrte Umsetzungsproduct, eine gelbliche Masse, wurde mit warmem Wasser so lange verrieben und abgeschwemmt, bis eine Probe mit sehr verdünnter, fast farbloser, durch einige Tropfen Salzsäure angesäuerter Eisenchloridlösung keine Blaufärbung mehr gab. Disalicylamid ist in Wasser unlöslich, schwer löslich in Aether, ziemlich leicht in heissem Alkohol; die alkoholische Lösung wird durch Eisenchlorid roth gefärbt. Zusatz von Eisenchlorid zu in Wasser vertheiltem Disalicylamid ruft keine Färbung hervor[2]). Den Nachweis von gegebildeter Salicylsäure konnte ich auf gleiche Weise wie bei Salicylamid ausführen, da auch das Disalicylamid in concentrirter Ammoniumacetatlösung nicht löslich ist; doch ich zog vor, die Versuchsgemische zum Theil nach benöthigter Zugabe von Natriumcarbonat einzudampfen, das Natriumsalicylat durch Wasser auszuziehen, die filtrirte Lösung mit Phosphorsäure zu übersättigen und den Verdampfungsrückstand auf Salicylsäure zu prüfen.

Versuche mit thierischen Fermenten.

Pepsin. Der Aetherrückstand wurde fein zerrieben und mit concentrirter Ammonacetatlösung unter Zusatz einiger Tropfen Salz-

---

1) Journal f. pr. Chemie Bd. 2 H. 2 S. 289.

2) Beilstein Bd. 2 S. 1499.

säure vermischt, diese Lösung mit Wasser verdünnt, das Filtrat mit Eisenchlorid geprüft — in diesem Falle konnte allein Salicylsäure zugegen sein —; es entstand eine tiefblaue Farbenreaction, so dass ich annehmen musste, dass das Disalicylamid durch Pepsin in Salicylsäure übergeführt worden ist. Allein, der Controlversuch mit gekochtem Pepsin gab bei gleichem Verfahren die gleiche, wenn auch scheinbar schwächere Farbenreaction! Nach dieser auffallenden Erscheinung schien es mir möglich, dass die — wenn auch sehr geringe — Menge der in beiden Fällen zugesetzten Salzsäure bereits Salicylsäure abgespaltet haben könnte. Nun hatte ich in den gleichzeitig angestellten Trypsinversuchen beobachtet, dass in beiden Fällen, also auch bei Verwendung von gekochtem Trypsin, Salicylsäure gebildet wurde. Das führte mich denn zu der Vermuthung, die Spaltung werde durch das kohlensaure Natrium veranlasst, welches ja den Trypsin-Versuchsgemischen von vornherein zugesetzt, in den Pepsinversuchen aber in gewohnter Weise zum Neutralisiren benutzt worden war, in dem letzteren Falle nicht ohne Vermeiden eines kleinen Ueberschusses von Soda. In der That zeigte sich, dass auch ganz schwache Sodalösung allein das Disalicylamid spaltet, wenn auch, wie dies bei der Unlöslichkeit des Amids begreiflich ist, nur zu einem kleinen Theil. Ob das Pepsin gar nicht auf Disalicylamid einwirkt, war nun freilich auch nicht entschieden; ich möchte aber die Einwirkung schliesslich doch als nicht vorhanden bezeichnen, da Aether aus den sauer gebliebenen Versuchsgemischen keinen Eisenchlorid bläuenden Stoff aufnahm.

Mit Trypsin sind nach dem oben Mitgetheilten Versuche unmöglich.

Ptyalin war ohne Einwirkung, weil die Eisenreaction direct vorgenommen wurde und ausblieb.

Versuche mit Histozymen.

Bei der Empfindlichkeit des Disalicylamids Alkalien gegenüber musste ich zunächst feststellen, ob nicht auch das alkalisch reagirende Fluornatrium bereits einwirken könnte. Das ist aber auch bei längerer Digestion offenbar nicht der Fall, ich brauchte also nicht auf die Verwendung des Fluornatriums in meinen wiederholten Versuchen zu verzichten; nur musste der Zusatz von Soda bei den Nierenversuchen fortbleiben; da in den Hauptversuchsgemischen und in den Controlversuchen mit gekochten Organen sich Salicylsäure nachweisen

liess, führe ich diese auffallende Erscheinung darauf zurück, dass nach meiner Beobachtung sich das Disalicylamid bereits in 50 %igem Alkohol löst und demgemäss Eisenchlorid eine Blaufärbung entstehen lassen musste. Die Gemische der neuen Versuchsweise wurden nach der Digestion aufgekocht, das Filtrat bis zum Syrup eingedampft, diesem etwas Ammonacetat zugefügt, die Lösung mit Wasser verdünnt und filtrirt: Disalicylamid muss als unlöslich zurückbleiben, während, eventuell unter Zusatz von etwas Salzsäure, Eisenchloridlösung im Filtrat Salicylsäure erkennen lassen würde.

Leber. Die Filtrate gab ich in sehr verdünnte, mit einigen Tropfen Salzsäure versetzte Eisenchloridlösung: in beiden Versuchen trat nunmehr keine Bläuung oder die Rothfärbung der Salicylreaction ein, so dass ich als erwiesen annehmen muss, dass das Leberhistozym auf Disalicylamid nicht verseifend einwirkt.

Niere. Diese Versuche waren also ohne Zusatz von Soda ausgeführt, und schien mir daher der Erfolg zweifelhaft. Desshalb überraschte es mich, dass bereits das Filtrat vom Hauptversuch mit Eisenchlorid eine kirschrothe Färbung gab, während bei dem Controlversuch diese Reaction nicht eintrat. Im weiteren Verlauf trat die Reaction im Hauptversuch sehr deutlich auf, und nehme ich als erwiesen an, dass Nierenhistozym aus Disalicylamid Salicylsäure abspaltet, jedoch wohl in geringerem Maasse als bei Gegenwart von Soda.

Versuche mit pflanzlichen Fermenten.

Invertin, Maltin und Emulsin sind bei Abwesenheit von Soda wirkungslos.

Phtalimid.

Auch bei diesen Versuchen traten bedeutende Schwierigkeiten ein, da Phtalimid sowie die Phtalsäure fast gleiche Lösungsverhältnisse und Krystallform zeigen. Die eingetretene Verseifung sollte constatirt werden, wenn Phtalsäure sicher nachgewiesen worden ist; diese würde sich in den Versuchslösungen an Natrium gebunden vorfinden, wenn auch die bisher angewendete Methode eingehalten wird. Landsberg[1]) gibt an, dass die Phtalimidsalze beim Behandeln mit Säuren Phtalimid wieder abscheiden; dagegen

---

1) Liebig's Annalen Bd. 215 S. 181

hat Koehne[1]) gefunden, dass aus einer wässrigen Phtalimidnatriumlösung — dieses könnte sich wohl beim Eindampfen der Versuchslösung mit Soda bilden — auf Zusatz von Salzsäure bei Zimmertemperatur in 1½ bis 2 Tagen, sogar nach ganz kurzer Zeit nicht Phtalimid, sondern Phtalsäure ausgeschieden wird. Nach dieser Beobachtung Koehne's wäre es also absolut unmöglich, genau nachzuweisen, ob die gefundene Menge Phtalsäure während der Einwirkung der Fermente und Histozyme aus Phtalimid entstand oder bereits beim Zerlegen des Phtalimidnatriums durch Phosphorsäure abgeschieden worden ist; aber es bildet sich, wie ein besonderer Versuch zeigte, beim Digeriren und Eindampfen des Phtalimids mit Soda die erwähnte Natriumverbindung nicht; es schied sich aus dem Aetherauszug der mit Phosphorsäure stark angesäuerten Rückstände immer wieder nur Phtalimid aus. Es stand also nichts im Wege, bei den Versuchen selbst oder nachträglich Soda zu verwenden. So wurden denn die Gemische unter Zusatz von etwas Natriumbicarbonat auf dem Wasserbad eingedampft, mit 93 %igem Alkohol, welcher auch phtalsaures Natrium löste, verrieben und mit einer grösseren Menge 24 Stunden unter häufigem Umschütteln digerirt, das Filtrat eingedampft, der Rückstand eventuell in Wasser gelöst, das Filtrat mit Phosphorsäure übersättigt, durch Aether ausgeschüttelt und dieser verdampft: der Rückstand konnte nur Phtalsäure sein.

Versuche mit thierischen Fermenten.

Pepsin. Beim Verreiben des Verdampfungsrückstandes mit 93 %igem Alkohol entstand bei dem Hauptversuch eine milchige Trübung, aus welcher sich dann eine weisse Ausscheidung absetzte; bei dem Controlversuch trat diese Erscheinung nicht ein, sondern es blieb bei geringer Trübung des Alkohols ein sandiger, sich schnell absetzender Rückstand. Die auf dem Wasserbad eingedampften Filtrate gaben einen weingelb gefärbten Rückstand; in wenig Wasser aufgenommen, mit etwas Phosphorsäure versetzt, entstand bei dem Hauptversuch eine sandige Ausscheidung, während bei dem Controlversuch mit gekochtem Ferment die Lösung klar blieb. Der beim Verdampfen des ersten Aetherauszuges erhaltene Rückstand wurde nochmals in Aetheralkohol gelöst, und aus dieser Lösung schieden

1) Dissertation. Rostock 1894.

sich sternförmig gruppirte, faserige Krystalle wie auch lange Nadeln aus, welche denen entsprachen, die aus einer alkoholischen Lösung von reiner Phtalsäure erhalten wurden. Pepsin führt Phtalimid in Phtalsäure über.

Trypsin. Die erhaltenen Krystalle bestanden theils aus Phtalimid — es entwickelte sich beim Kochen mit Lauge Ammoniak —, theils aus Phtalsäure, weil eben ersteres etwas in Wasser löslich ist. Im Controlversuch fand sich nur etwas Phtalimid; auch Trypsin wirkt verseifend.

Ptyalin war ohne Einwirkung.

Versuche mit Histozymen.

Den Versuchsgemischen wurde nach dem Erkalten, wenn nöthig etwas Natriumbicarbonat bis zur schwach alkalischen Reaction zugefügt und die Flüssigkeit sechs Stunden unter öfterem Schütteln stehen gelassen; das weitere Verfahren war wie bei den Fermenten.

Leber. Der Verdampfungsrückstand war gefärbt und wurde nochmals mit Alkohol ausgezogen; beim langsamen Verdunsten resultirten vorherrschend die langen Nadeln der Phtalsäure; da jedoch beim Kochen mit Lauge sich Ammoniak entwickelte, so ist es zweifellos, dass auch Phtalimid zugegen war und durch das Leberhistozym Phtalimid zum grössten Theil in Phtalsäure übergeführt wird.

Niere. Der ätherische Verdampfungsrückstand war äusserst gering; in dem verbliebenen gelblichen Syrup waren nur spärliche Phtalsäurenadeln zu finden, auch bei erneutem Auflösen in heissem Alkohol und Verdunsten desselben; ich möchte daher annehmen, dass die in der Leber bereits entstandene Phtalsäure während des Passirens der Nieren völlig zerstört wird.

Vergleicht man diese Erscheinungen mit den Resultaten, welche Koehne bei seinen Fütterungsversuchen erhielt, sowie mit den Berichten Juvalta's[1]) über die Zerstörbarkeit der Phtalsäure im Thierkörper, so wird meine Ansicht über die Wirkung des Nierenhistozyms Bestätigung finden.

---

1) Zeitschr. f. phys. Chemie Bd. 12 S. 26.

Versuche mit pflanzlichen Fermenten.

Invertin und **Maltin** sind wirkungslos.

Emulsin. Die beiden Versuche unterschieden sich bereits beim Auflösen der ätherischen Verdampfungsrückstände in Wasser; bei dem Hauptversuch entstand eine klare, gelbliche Lösung, während bei dem Controlversuch mit gekochtem Emulsin eine milchige Trübung eintrat; beim Ansäuern mit Phosphorsäure und Ausschütteln mit Aether waren wieder getrennte, klare Schichten vorhanden. Bei dem Kontrolversuch war Phtalimid unverkennbar zu constatiren, während aus dem Hauptversuch sich erst nach einigen Tagen Phtalsäurekrystalle ausschieden; es wirkte also das Emulsin ähnlich wie auf Acetamid und Formanilid verseifend auf Phtalimid ein. —

Zum Schluss lasse ich noch einmal eine Gesammtübersicht der Resultate aus meinen beiden Versuchsreihen folgen. In den horizontalen Reihen fallen sämmtliche Oxalsäurederivate aus, wie an einer anderen Stelle bereits hervorgehoben. In den verticalen Reihen fallen die Enzyme Ptyalin, Invertin und Maltin aus, und es ist wohl mit der grössten Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass auch die nicht untersuchten Enzyme dieser Gruppe die Säureimide nicht zerlegen. Das verschiedene Verhalten der anderen Enzyme lässt sich einstweilen wohl noch nicht in ein einfaches Bild zusammenfassen; der Wirkungsbezirk eines jeden Fermentes wird sich erst

Säureamide und -Anilide, Imide und Aminsäuren	Pepsin	Trypsin	Ptyalin	Leber (Schaf)	Niere (Schaf)	Invertin	Maltin	Emulsin
Formamid	—	—	—	+	+	—	—	—
Acetamid	—	+	—	+	—	—	—	+
Oxamid	—	—	—	—	—	—	—	—
Succinamid	—	—	—	+	—	—	—	—
Benzamid	—	—	—	+	+	—	—	—
Salicylamid	—	—	—	—	+	—	—	—
Formanilid	+	+	—	+	+	—	—	+
Acetanilid	+	+	—	—	—	—	—	—
Oxanilid	—	—	—	—	—	—	—	—
Benzanilid	—	—	—	—	+	—	—	—
Oxaminsäure	—	—	—	—	—	—	—	—
Succinimid	+	+	—	+	—	—	—	—
Succinaminsäure	—	—	—	+	—	—	—	—
Dibenzamid	+	—	—	+	+	—	—	—
Disalicylamid	—	—	—	—	+	—	—	—
Phtalimid	+	+	—	+	+	—	—	+

Parabansäure: Bei dieser Verbindung lässt sich das verseifende Organ nicht sicher bestimmen.

nach Prüfung an den verschiedenartigsten Körpern bekannter Constitution feststellen lassen [1]; hervorgehoben könnte wohl die Leistungsfähigkeit der Leber werden; ihr kommt die der Niere sehr nahe, doch ist Beides im Allgemeinen bekannt aus früheren Untersuchungen.

---

1) Vgl. hierzu die Arbeiten von Fischer, Zeitschr. f. phys. Chemie Bd. 26 S. 71. 1898. — Chem. Ber. Bd. 27 S. 2992.

Ueber Spirometrie.

Von

Dr. **Josef Wengler,** prakt. Arzt.

Hösslin-München und Gebhardt-Leipzig stellen in Bezug auf die Bestimmung der Vitalcapacität, im Fall, dass, wie gewöhnlich, ein Spirometer von Zimmertemperatur benutzt wird, folgende zwei Forderungen [1]:

1. Das am Spirometer abgelesene Luftvolumen ist, nach dem Gay-Lussac'schen Gesetz über die Ausdehnung der Gase durch die Wärme für Athemtemperatur (36°) zu berechnen.

2. Bei der Umrechnung ist auch, da es sich um ein mit Wasserdampf gesättigtes Gasgemisch handelt, der bei verschiedenen Temperaturen verschiedene Sättigungsdruck des Wasserdampfes in seinem Einfluss auf Volumen und Druck der Lungenluftmenge zu berücksichtigen.

Den Correctionsfactor, mit welchem man das am Spirometer direct abgelesene Luftvolumen vervielfachen muss, um obigen beiden Forderungen zu genügen, berechnet Gebhardt nach der Formel:

$$\frac{1 + \alpha\, 36}{1 + \alpha\, t} \cdot \frac{b - S_t}{b - S_{36}}$$

α: Ausdehnungsquotient der Gase durch die Wärme,
36: Athemtemperatur,
t: Zimmertemperatur,
b: Barometerstand,
S_t: Sättigungsdruck des Wasserdampfes bei t°,
S_{36}: Sättigungsdruck des Wasserdampfes bei 36°.

Der Bruch: $\frac{1 + \alpha\, 36}{1 + \alpha\, t}$ bezeichnet die nach dem Gay-Lussac-schen Gesetz nothwendige Berichtigung und der Bruch: $\frac{b - S_t}{b - S_{36}}$ diejenige Berichtigung, welche sich mit Rücksicht auf die verschiedenen

---

1) Münchener medicinische Wochenschrift, Jahrgang 1902, Nr. 47, S. 1952 bis 1954. — Abhandlung: „Ueber Spirometrie I und II".

physikalischen Bedingungen für den Wasserdampf ergibt. Erst das Product beider Brüche bildet die Formel für den Gebhardt'schen Correctionsfactor [1]):

$$\frac{1+\alpha\,36}{1+\alpha\,t}\cdot\frac{b-S_t}{b-S_{36}}$$

Als ich diese Formel sah, erinnerte ich mich sofort, ihr irgendwo anders in ganz ähnlichem Zusammenhange begegnet zu sein. Bei einigem Nachdenken fiel es mir auch ein, wo. Ich hatte sie im Archiv für die gesammte Physiologie in einer Abhandlung über die Residualluft gelesen. — Da fand ich sie denn auch bei Durchsicht der interessanten Controverse zwischen Schenck-Würzburg und Herrmann-Königsberg über das Volumen der Residualluft (Jahrgang 1894/95 des Archivs).

Es handelte sich damals um die Beurtheilung der Methode der Wasserstoffmischung zur Bestimmung des in der Lunge in einem bestimmten Athmungsstadium befindlichen Luftvolumens. Davy und Berenstein-Herrmann hatten mit Hülfe dieser Methode das in der Lunge im Stadium tiefster Ausathmung befindliche Luftvolumen (die Residualluft) bestimmt und Gréhant das in der Lunge im Stadium der gewöhnlichen, normalen Ausathmung befindliche Luftvolumen (Lungencapacität, Capacité pulmonaire, wie er es nennt). — Die Ausführung des Versuchs unterschied sich bei den einzelnen Physiologen nur in unwesentlichen Punkten. Davy und Gréhant liessen ohne Weiteres die Versuchsperson nach Eintritt des gewünschten Athmungsstadiums sofort in den mit einem abgemessenen Volumen Wasserstoff gefüllten Spirometer mehrmals hin und her athmen und bestimmten dann aus der Wasserstoffconcentration der im Spirometer entstandenen Gasmischung das Volumen der Lungenluft.

Berenstein versetzte vor dem eigentlichen Versuch die Lungenluft der Versuchsperson bis zu einem gewissen Procentsatz mit Wasserstoff und liess sie im unmittelbaren Anschluss daran in den nicht mit Wasserstoff, sondern mit einem abgemessenen Volumen Luft gefüllten Spirometer hin und her athmen. — Bei der Kritik

---

1) Gebhardt hat den Correctionsfactor für verschiedene Barometerstände und Temperaturen ausgerechnet. Für 16° Zimmertemperatur und 760 mm Barometerstand, ein Fall, der wohl am häufigsten, wenigstens im Flachland, vorkommt, beträgt er 1,1152.

der nach Herrmann's Angabe von Berenstein ausgeführten Versuche bemängelte es Schenck (genau wie jetzt Gebhardt bezüglich der Bestimmung der Vitalcapacität):

1. dass die Gasvolumina nicht für ein und dieselbe Temperatur, die Körpertemperatur (37°), berechnet waren;
2. dass die bei Körper- und Zimmertemperatur verschiedenen Tensionen des gesättigten Wasserdampfes (nach Gebhardt Sättigungsdrucke) keine Berücksichtigung gefunden hatten.

Herrmann gab den Fehler anstandslos zu und rectificirte die Berenstein'sche Rechnung, indem er allerdings als einheitliche Temperatur nicht die Körpertemperatur, sondern eine Temperatur von 0° zu Grunde legte, was im vorliegenden Fall, da es sich ja nur um das Verhältniss des abgelesenen Volumens zum wirklichen Volumen handelt, völlig bedeutungslos ist.

Herrmann berechnet seinen Correctionsfactor aus der Formel [1]:

$$\frac{1 + \alpha T}{1 + \alpha t} \cdot \frac{p - \vartheta}{p - \Theta}$$

α: Ausdehnungsquotient der Gase durch die Wärme,
T: Athemtemperatur,
t: Zimmertemperatur,
ϑ: Tension des gesättigten Wasserdampfes (Sättigungsdruck von Gebhardt) bei t°,
Θ: Tension des gesättigten Wasserdampfes (Sättigungsdruck von Gebhardt) bei Athemtemperatur.

Wir sehen also, dass die Herrmann'sche und die Gebhardt-sche Formel zur Berechnung des Correctionsfactors identisch sind.

Es ist auch selbstverständlich, dass eine Berichtigung, wie die genannte, wenn sie sich bei der Volumenbestimmung der Lungenluft in einem Athmungsstadium als nothwendig erwiesen hatte, auch für die Volumenbestimmungen der Lungenluft in allen anderen Athmungsstadien maassgebend war, also auch für die Vitalcapacität, die Lungencapacität (Gréhant), die Respirations-, Reserve- und Complementärluft. —

Schon Gréhant hat übrigens im Jahr 1864 die Rectificirung des am Spirometer gefundenen Luftvolumens in genau derselben

1) Archiv für die gesammte Physiologie, Jahrgang 1895, S. 168 und 251.

Weise vorgenommen wie nachher Herrmann und neuerdings Gebhardt.

Nachdem er in dem Bericht über seinen Versuch den praktischen Theil beendet hat, fährt er fort [1]):

Le procédé décrit ne donne la mesure réelle du volume de l'air contenu dans les poumons qu'à une condition, c'est que l'eau de la cuve (das Spirometerwasser) et l'atmosphère soient à la même température que les gaz renfermés dans les poumons, c'est-à-dire à 35,5 ° environ. On pourrait se placer artificiellement dans un milieu pareil en opérant dans une serre chaude dont l'air saturé serait à la température de 35 degrés. Mais habituellement l'eau de la cuve est plus froide, et il est nécessaire de faire une correction, de ramener le volume gazeux trouvé à la température de l'eau de la cuve et saturé de vapeur d'eau, dans les mêmes conditions physiques qu'il présente en réalité.

Un volume égal à 2,34 trouvé à 15 degrés, saturé de vapeur d'eau, devient, lorsque la température est à 35,5° et que le gaz est encore saturé, $2{,}34 \times 1{,}116 = 2{,}61$. On voit que la correction a de l'importance.

Der Gréhant'sche Correctionsfactor beträgt also unter den von ihm angegebenen Verhältnissen 1,116.

Setzen wir in der Gebhardt'schen Formel für die Athemtemperatur nicht 36 °, sondern nach Gréhant 35,5 ° und für die Zimmertemperatur 15 ° ein, und nehmen wir bei dem in Rede stehenden Versuch Gréhant's denselben Barometerstand an, welchen er einige Seiten weiter bei dem Versuch der Gewichtsbestimmung der Lungenluft angibt, nämlich 760 mm [2]), dann erhalten wir durch Ausrechnung der Gebhardt'schen Formel denselben Correctionsfactor, welchen Gréhant bereits vor 40 Jahren ausgerechnet hat, nämlich 1,116, ein Beweis für die Annahme, dass sich Gréhant bei seiner Rechnung derselben Formel bedient hat wie Gebhardt und Herrmann, wenn er sie auch nicht speciell angibt.

Wenn ich die Ergebnisse der Hösslin-Gebhardt'schen Feststellungen über Spirometrie als im engeren Kreise der Physiologen im Wesentlichen bekannt hinstelle, liegt es mir fern, den Werth der Abhandlung der beiden Autoren herabsetzen zu wollen. Im Gegen-

1) Journal de l'anatomie et de la physiologie, Jahrgang 1864, S. 529.

2) Journal de l'anatomie et de la physiologie, Jahrgang 1864, S. 551.

theil, ich schätze ihr Verdienst um die Aufklärung der Allgemeinheit in Bezug auf spirometrische Verhältnisse sehr hoch. Ihnen ist es zu danken, dass die Augen der ärztlichen Welt auf einen Punkt gelenkt wurden, dessen Nichtbeachtung die grosse Unsicherheit in spirometrischen Fragen zum Theil verschuldet hat. Nur mit der am Schluss der Ausführungen Gebhardt's aufgestellten Behauptung kann ich mich nicht für unbedingt einverstanden erklären.

Gebhardt bemerkt zu der Thatsache, „dass im pneumatischen Cabinet bei höheren Drucken immer mehr geblasen wird als in normaler Luft": „Wenn nicht Alles, so ist sicher ein Theil dieses Mehr nur scheinbar", durch Nichtberücksichtigung der veränderten physikalischen Verhältnisse für den Wasserdampf und die Luft bedingt. Ich muss mich wundern, dass Gebhardt überhaupt an die Möglichkeit denkt, dass die ganze Vergrösserung der Vitalcapacität im pneumatischen Cabinet bei höheren Drucken nur eine scheinbare, auf Untersuchungsfehlern beruhende sei.

Nehmen wir, bei einem Barometerstand im Freien von 760 mm, 400 mm Ueberdruck im Cabinet an, so dass also b in der Gebhardt'schen Formel ein Mal 760 mm und dann 1160 mm betragen würde, so beläuft sich, die Zimmertemperatur zu 16° angenommen, der ganze durch Nichtberücksichtigung der Gebhardt'schen Forderungen entstandene Untersuchungsfehler auf ca. 40 ccm, d. h. die scheinbare Vergrösserung der Vitalcapacität beträgt ca. 40 ccm, ein mit den gewöhnlichen Spirometern genau kaum feststellbares Volumen. Jeder aber, der vergleichende spirometrische Untersuchungen bei höheren Luftdrucken gemacht hat, wird mir Recht geben, wenn ich behaupte, dass die Vergrösserung der Vitalcapacität bei 400 mm Ueberdruck eine ganz ansehnliche ist. Sie beträgt nach meinen Versuchen bei einem gesunden erwachsenen Manne nach einstündigem Aufenthalt in der so verdichteten Luft mindestens 200 ccm.

Wir werden also schon nach wie vor an eine nicht nur scheinbare, sondern wirkliche Vergrösserung der Vitalcapacität bei hinreichend langem Aufenthalt in der verdichteten Luft glauben und wie bisher ihren wesentlichen Erklärungsgrund in der auf Compression der Darmgase beruhenden Verkleinerung des Darmvolumens suchen müssen.

Es wäre ja auch merkwürdig, wenn es sich anders verhielte.

Wenn, wie festgestellt, eine Ueberfüllung, also eine Vermehrung des Inhalts der Därme eine wesentliche Verkleinerung der Vital-

capacität bewirkt, so ist von einer erheblichen Verringerung des Darminhaltes durch Compression der Darmgase auch eine namhafte Vergrösserung der Vitalcapacität zu erwarten. —

Genaue Auskunft über die Frage, wie es sich mit der auf Verkleinerung des Volumens der Darmgase beruhenden Vergrösserung des Lungenluftvolumens bei Aufenthalt in der verdichteten Luft der pneumatischen Kammer verhält, könnte folgender Versuch bringen:

Für ein bestimmtes Athmungsstadium wird sowohl bei Aufenthalt in der atmosphärischen Luft als auch bei Aufenthalt in der verdichteten Luft der pneumatischen Kammer, und zwar unmittelbar nach einander, festgestellt:

1. Das Volumen des ganzen Körpers mit Hülfe der Methode der Wasserverdrängung[1]).

2. Das Volumen der Lungenluft nach der Davy-Gréhant'schen Methode der Wasserstoffmischung.

3. Der Druck der Darmgase. —

Da bei Eintritt der Luftverdichtung in der pneumatischen Kammer ein Ausgleich der Darmluft mit der Umgebungsluft nicht eintreten kann, so entsteht eine Zusammenpressung des compressiblen Darminhalts, nämlich der Darmgase — ein Zurückziehen der Baucheingeweide auf ein geringeres Volumen —, eine Verkleinerung der Bauchhöhle.

Diese Verkleinerung der Bauchhöhle kann nur in dreierlei Weise compensirt werden, entweder durch Erweiterung der Brusthöhle, des Lungenluftraums, nach der Bauchhöhle zu oder durch Einsinken der Körperwand mit entsprechender Herabsetzung des Körpervolumens oder aber durch beide Umstände zugleich.

Die Verkleinerung der Bauchhöhle oder, was dasselbe ist, die

---

1) Ich benutze bei meinen Messungen des Körpervolumens am lebenden Menschen als Volummesser ein cylindrisches Standgefäss von reichlich $^1/_2$ m Durchmesser und $1^1/_2$ m Höhe. Die Luftzuführung für den vollständig untergetauchten Körper besorgt ein gewöhnlicher Lampencylinder, der mit einem Mayer'schen Gummiring als Mundstück versehen ist. Der Ring wird so über den Anfangstheil des Cylinders gestülpt, dass der scharfe Rand nicht hervorsieht. Während des Versuches kommt der Gummiring in den vor den Zähnen gelegenen Theil der Mundhöhle zu liegen und wird von der gespannten Wangen- und Lippenschleimhaut so umschlossen, dass man ihn von aussen kaum sieht. Das freie Ende des Cylinders ragt bei rückwärts geneigtem Kopf über das Flüssigkeitsniveau hinaus. Die Nase hält sich die Versuchsperson selbst zu. Mühelos kann so viele Minuten lang ruhig geathmet werden. (Siehe meine Abhandlung in Nr. 37 und 38, 1902, der Wiener medicinischen Wochenschrift.)

Verringerung des Volumens der Darmgase ist also in jedem Fall gleich der Vergrösserung des Lungenluftvolumens vermehrt um die Herabsetzung des Körpervolumens. Ist einer der beiden Addenden, die Vergrösserung des Lungenluftvolumens oder die Herabsetzung des Körpervolumens gleich Null oder gar negativ, so wird die Richtigkeit der Rechnung dadurch nicht beeinträchtigt.

Drücken wir den aufgestellten Satz in einer Formel aus!

Die in der atmosphärischen Luft gefundenen Werthe seien

a: das Körpervolumen,
l: das Volumen der Lungenluft,
d: der Druck der Darmgase;

die in der verdichteten Luft der pneumatischen Kammer festgestellten entsprechenden Werthe seien α, λ und δ; die einzige Unbekannte, nämlich das Volumen der Darmgase bei Aufenthalt in der atmosphärischen Luft, heisse x. — Es ist dann zunächst das Volumen der Darmgase in der verdichteten Luft der pneumatischen Kammer gleich $\frac{x\,d}{\delta}$ und weiter, wie in oben aufgestelltem Satz angegeben:

$$x - \frac{x\,d}{\delta} = \lambda - l + a - \alpha$$

und

$$x = \frac{(\lambda - l + a - \alpha)\,\delta}{\delta - d}$$ [1]

Die Beantwortung der oben gestellten Frage ergibt sich aus der ersten Gleichung von selbst, und wir können mit Hülfe der zweiten Formel überdies noch das Volumen der Darmgase berechnen, einen Volumentheil des menschlichen Körpers, der meines Wissens bisher noch nie bestimmt worden ist.

Die Ausführung des beschriebenen Versuchs ist etwas kostspielig, da man zu dem angegebenen Zweck eine besondere pneumatische Kammer mit grosser Eingangsöffnung bauen müsste. Die Eingangsöffnungen der von mir bisher eingesehenen Kammern sind zu klein, als dass mein Volummesser hineingebracht werden könnte.

---

1) Die Formel ist eine Modification jener früheren, einfachen Formel, die ich in der auf der vorhergehenden Seite 302 erwähnten Abhandlung für das Volumen der Darmgase aufgestellt habe. Meine Versuche im pneumatischen Cabinet haben mir nämlich jetzt erst die Vermuthung nahe gelegt, dass mit dem Steigen des Luftdruckes eine Herabsetzung des Körpervolumens eintreten könnte.

Es liegt übrigens der Gedanke sehr nahe, sich ohne pneumatische Kammer zu behelfen. Man lässt einfach die Versuchsperson willkürlich die Luftverdichtung im eigenen Körper erzeugen in folgender Weise:

Man setzt die Luftwege der Versuchsperson nach Eintritt des betreffenden Athmungsstadiums in luftdichte Verbindung mit einem Manometer und veranlasst sie, durch Zusammenpressen ihrer Körperluft die Manometersäule möglichst hoch in die Höhe zu treiben und auf dem höchstmöglichen Niveau einige Zeit zu erhalten. Es ist dann zu erwarten, dass im Körper der Versuchsperson die vom Manometer angezeigte Luftverdichtung eintritt.

Dies Verfahren dürfte jedoch nach meiner Ansicht keine brauchbaren Resultate liefern; denn erstens kann die Versuchsperson die Luftverdichtung nicht so lange im Körper erhalten, bis die Körperwände und Scheidewände sich den veränderten Druckverhältnissen angepasst haben, und dann ist die Druckerhöhung (höchstens 30 bis 40 mm Hg) zu gering, als dass praktisch verwerthbare Volumensdifferenzen geschaffen werden.

Der Wille und das räumliche Moment in Wahrnehmung und Vorstellung.

Von

Dr. **E. Storch**,
Privatdocent an der Universität Breslau.

(Mit 12 Textfiguren.)

In meinem Aufsatze „Psychologie und Medicin[1]) habe ich die Anschauung bekämpft, dass die Wahrnehmung eines Gegenstandes darin bestehe, dass der sinnliche Reiz, welcher die Wahrnehmung auslöst, eine grössere Anzahl von Theilvorstellungen, optischen, tactilen, geustischen, akustischen Erinnerungsbildern des Objectes wachruft, deren Summe uns eben als Object im Raume bewusst ist.

Auf Grund der Thatsache, dass in allen sinnlichen Wahrnehmungen ein und dieselbe Bewusstseinserscheinung, die Vorstellung von dem Ort des Objectes, wiederkehrt, kamen wir zu dem Schluss, dass das räumliche Moment aller unserer Wahrnehmungen auf dem gleichen materiellen Process in der Grosshirnrinde beruhen müsse, dass wir ein eigenes nervöses Organ besitzen, dessen Erregung uns als Raumvorstellung zum Bewusstsein kommt.

Dieses nervöse, der Raumvorstellung dienende Organ nannte ich stereopsychisches Feld, seine anatomischen Elemente Stereone. Da die Erregungen aller Sinnescentren adäquate Reize des stereopsychischen Feldes darstellen, und da andererseits jede Raumvorstellung, wenn sie als räumliches Moment des Bewegungswillens erscheint, auch das motorische Neuronsystem der Grosshirnrinde zu innerviren vermag, so wurzeln die Stereone mit ihren Dendriten in den verschiedenen Sinnescentren und reichen mit ihren Neuriten in die motorische Zone hinein.

Das stereopsychische Feld erstreckt sich demnach über den grössten Theil der gesammten Hirnrinde. An verschiedenen, mehr

1) Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 93 S. 412.

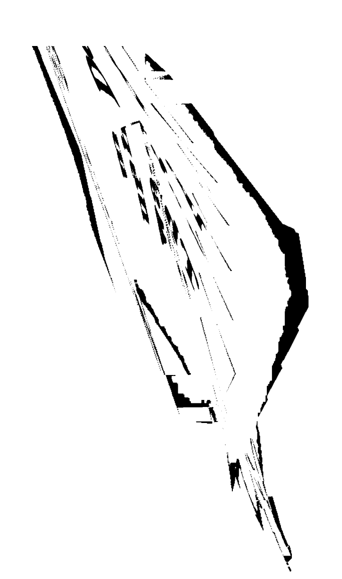
weniger abgegrenzten Stellen liegen darin eingesprengt die verschiedenen pathopsychischen und motorischen Neuronsysteme. Solange der Stoffwechsel in allen Theilen des stereopsychischen Feldes unverändert bleibt, d. h. solange in jedem Stereon die den Gesammtstoffwechsel ausmachenden Theilchemismen mit unveränderter Geschwindigkeit ablaufen, solange findet keinerlei Aenderung unserer räumlichen Vorstellungen statt. Sobald aber aus irgend welchen Ursachen, sei es in einem Theile der Stereone, sei es in ihrer Gesammtheit, eine der möglichen Veränderungen stattfindet, tritt auch irgend eine Veränderung unserer Raumvorstellungen ein.

Ein feineres Reagens für die Veränderungen des stereopsychischen Chemismus als unser Bewusstsein gibt es nicht. Die Veränderungen unserer Raumvorstellungen sind das Erleben der chemischen Veränderungen im stereopsychischen Felde. Wenn wir demnach unsere Raumvorstellungen analysiren, d. h. wenn wir untersuchen, was ihnen allen gemeinsam ist, und wodurch sie sich unterscheiden, so untersuchen wir zu gleicher Zeit auch die Gemeinsamkeiten und Verschiedenheiten der ihnen zu Grunde liegenden stereopsychischen Chemismen.

Diese Analyse führte uns zu der Ueberzeugung, dass alle unsere Raumvorstellungen aus der Verbindung dreier psychischer Elemente hervorgehen, deren jedes seiner Intensität nach unabhängig von den beiden anderen veränderlich ist.

Wie gesagt, irgendwie vorstellbar ist ein solches Element nicht, weil wir den ihm zu Grunde liegenden stereopsychischen Theilchemismus niemals für sich erleben. Aber wir haben bei der Vergleichung des ein- und zweiäugigen Sehactes gesehen, wie ein solches Element zu den schon vorhandenen zwiefach unendlichen Beziehungen eine dritte unendliche Mannigfaltigkeit von Bestimmungen hinzufügt. Während beim einäugigen Sehact in völlig unbekannter Umgebung nur eine Anordnung der Lichtpunkte in Bezug auf Oben, Unten, Rechts und Links erfolgt, ordnen wir beim zweiäugigen Sehen die Sehdinge auch der Tiefe nach an.

Es ist meiner Ueberzeugung nach diese längst bekannte Thatsache selbst in Kreisen der Psychologen nicht hinreichend gewürdigt worden. Man muss sich in der That den Unterschied zwischen der sinnlichen Tiefenwharnehmung beim zweiäugigen Sehen, und der Raumwahrnehmung beim einäugigen Sehen, der jede Anordnung in der Tiefe fehlt, durch eigene Anschauung klarmachen,



um die Bedeutung dieser E
wahrnehmungen zu erfassen.

Am Besten geschieht d
Thüre eines Dunkelzimmers
die in verschiedenen Entfer
zunächst einäugig und dann
dann zwar zuerst ein, Unters
erkennt aber, sobald man m
der wirklichen Tiefenanordnı

Nun belehrt uns aber e
Leuten, wie kaum Einer vo
eines Auges das Aussehen s
mit Sicherheit auch die Tiefe
so aufzufassen wie beim S
einäugige Sehact an sich, w
mitteln kann, so müssen sic
Dinge Bewusstseinsvorgänge
process nur in einem mittel
seinsvorgänge, die erst auf
Gestalt der Sehdinge, ihre Ti
kann mir aber, wie gezeigt,
gekommen sein, sondern a
nehmungen, z. Th. jedenfalls

Sehe ich mit einem A
Moment, das der optische
wusstsein hebt, sicher nicht
flächners, sondern es dürfte
Annäherung — etwa das nä
einer erhabenen perspectivis

Aus der Erfahrung aber
der einäugigen Sehwahrneh
einem wirklichen Würfel st
sich der Würfel befindet,
Moment dieser Tastwahrnehı
Vorstellung dieser Form ist e

stände durch ihre wirkliche Form möchte ich ganz besonders die Aufmerksamkeit lenken. Zwar ist die Kenntniss der Perspective durchaus nicht jungen Datums, aber trotzdem scheint es mir, als ob diese Kenntniss die ihr in der Psychologie gebührende Würdigung noch lange nicht gefunden hätte.

Ein Blick in die Ecke eines Zimmers, wo die Decke mit zwei Seitenwänden zusammenstösst, belehrt mich, auch bei einäugiger Betrachtung, dass dort drei ebene Flächen unter rechten Winkeln zusammenstossen, und es kommt mir bei unbefangener Betrachtung gar nicht zum Bewusstsein, dass es eigentlich gar nicht drei rechte Winkel sind, die ich streng genommen „sehe", dass ich eigentlich nur auf Grund meines anderweitig gewonnenen Wissens von der wirklichen Form dieser Ecke für drei Winkel, deren Summe vier R beträgt, die Vorstellung der dreiseitig rechtwinkligen Ecke einsetze.

Die rechteckige Tischplatte, an welcher ich schreibe, erscheint mir auch bei einäugiger Betrachtung ohne Weiteres als Rechteck, und doch ist die Sehform derselben keineswegs ein Rechteck. Was diese Vorstellung der wirklichen Form an Stelle der Sehform in meinem Bewusstsein auftauchen lässt, ist wiederum nur die Erfahrung, meine anderweitig gewonnene Kenntniss der wirklichen Form.

Es ist nicht ohne Interesse, zu beobachten, wie die Menschen im unbefangenen Zustande, die Völker des früheren Altertums, die Wilden, und unsere Kinder bei ihrem Zeichenversuchen immer wieder beweisen, dass der stereopsychische Process, welcher unmittelbar durch den Sehreiz ausgelöst wird, eigentlich gar nicht zum Bewusstsein kommt, sondern nur als Agent provocateur der wirklichen Formen dient. Eine grosse Zahl kleiner Kinder zeichnet das menschliche Gesicht, das einen beliebten Vorwurf darstellt, so, dass die Nase als Vorsprung an der Seite sichtbar ist, also im Profil; in den Kreis aber, der das Gesicht darstellt, werden neben einander die beiden Augen gesetzt, die der Mensch ja wirklich besitzt, und darunter der Mund als wagerechter Strich, denn als solcher wird er ja wirklich gefühlt.

Nie werden solch kleine Künstler es unterlassen, einem Säugethiere auf der Zeichnung die vier ihm zukommenden Beine angedeihen zu lassen, und oft zeichnen sie den Leichnam in den verschlossenen Sarg, die Bewohner, Tische, Stühle u. s. w. in ein von Aussen gesehenes Haus.

Und Aehnliches, wie gesagt, findet man bei den alten *Culturvölkern*, den Aegyptern, Babyloniern, Assyrern. Immer sind diese

Zeichnungen ein Beweis dafür, dass keineswegs das, was eigentlich „gesehen" wird, sondern die wirkliche Form der Dinge durch den Sehact ins Bewusstsein gehoben wird.

Was ich hier vom einäugigen Sehen gesagt habe, gilt nun auch, wenn schon in etwas abgemilderter Form, vom zweiäugigen Sehen. Durch Untersuchungen L. Heine's ist es festgestellt, dass von zwei Punkten im Raum, A und B, bei doppeläugiger Fixation des einen, A, der andere, B, noch merklich vor oder hinter A wahrgenommen wird, wenn seine beiden Netzhautbilder β_l und β_r eine Querdisparation von mindestens fünf Bogensecunden haben. Wird die Querdisparation geringer, so hört jede Tiefenwahrnehmung auf. Auf Grund dieser für die meisten Normalsichtigen zutreffenden Bestimmung lässt sich ausrechnen, welche Tiefenerstreckung x zwischen B und A liegen muss, damit bei einer Entfernung d des dem Beschauer nächsten Punktes A noch eine Tiefenwahrnehmung zu Stande kommt; x ist mit für die Praxis hinreichender Genauigkeit gleich $d^2 : (2000 - d)$ Meter.

Daraus ergibt sich, dass wir die dritte Dimension eines Gegenstandes noch sehen, wenn dieser bei einer Entfernung d eine Tiefenausdehnung von mindestens x Metern hat:

$d = 0{,}4$ m	$x = 0{,}00008$ m
$d = 1$ „	$x = 0{,}0005$ „
$d = 2$ „	$x = 0{,}002$ „
$d = 3$ „	$x = 0{,}0045$ „
$d = 10$ „	$x = 0{,}05$ „
$d = 100$ „	$x = 5{,}0$ „
$d = 1000$ „	$x = 1000$ „
$d = 2000$ „	$x = \infty$

D. h.: Schon in einer Entfernung von 10 m muss ein Object, um körperlich gesehen zu werden, mindestens 5 cm Tiefenausdehnung haben, bei 100 m Entfernung aber schon 5 m, und bei 2 km Entfernung hört alles körperliche Sehen auf. Die wirklich „gesehene" Tiefenerstreckung x eines Objectes nimmt also sehr rasch mit seiner Entfernung ab (bis zu 100 m etwa im umgekehrten Quadrat der Entfernung), jedenfalls viel rascher als die Grösse des Netzhautbildes einer in der Bildebene gelegenen Linie.

Ich habe gefunden, dass man etwa in einer Entfernung zwischen 30 und 50 cm Tiefenerstreckungen und Abstände in der Bildebene für gleich gross schätzt, wenn sie wirklich gleich gross sind. Jedenfalls muss es theoretisch eine bestimmte Entfernung geben, in welcher

ein Würfel in seiner wirklichen Form gesehen wird. Nehmen wir also an, ein Würfel von der Seitenlänge $a = 1$ sei in dieser Entfernung, also 40 cm von der Nasenwurzel des Beschauers so aufgestellt, dass eine seiner Flächen in die Bildebene fällt; dann sehe ich, den Würfel als durchsichtig angenommen, die hintere Fläche in der Entfernung a von der vorderen.

In der Entfernung von 1 m hat das Netzhautbild der Kanten der vorderen Fläche sich auf 0,4 des ursprünglichen Betrages verringert, dagegen hat die Querdisparation der Netzhautbilder eines hinteren Eckpunktes nur noch $0{,}4^2$ ihres ursprünglichen Werthes. Setze ich die gesehene Seitenlänge des vorderen Quadrates nunmehr wieder $1 = a$, so ist die wirklich gesehene Entfernung der vorderen von der hinteren Würfelfläche nur noch 0,4. Ich sehe den Würfel also nicht mehr in seiner wirklichen Form, sondern zusammengedrückt, als Relief.

Bei 2 m wäre, die wirklich gesehene Seitenlänge des vorderen Quadrates immer gleich 1 gesetzt, die gesehene Tiefenerstreckung nur noch 0,2, bei 3 m nur noch 0,13 und bei 10 m nur 0,04.

Man sieht hieraus, wie schnell die Dinge mit zunehmender Entfernung für den Sehact ihre Tiefenausdehnung verlieren. Schon in einer Entfernung von 10 m müssten sie als Basreliefs von $^1/_{25}$ ihrer wirklichen Tiefe wahrgenommen werden, wenn eben nicht in unserem Bewusstsein die Sehform von der wirklichen Form verdrängt würde.

Also weder beim einäugigen noch beim zweigäugigen Sehen ist die räumliche Anordnung und Form der Dinge, die wir wirklich wahrnehmen, lediglich die subjective Seite des durch den Sehreiz erzeugten stereopsychischen Processes. Ganz ohne unseren Willen tritt an Stelle der Sehform die wirkliche Form der Objecte.

Nur durch eine mühsame und langdauernde Uebung gelingt es uns diesen von aller Erfahrung unabhängigen stereopsychischen Process, wenigstens in der Form, wie er beim einäugigen Sehen zu Stande kommt, in allen Einzelheiten klar in's Bewusstsein zu heben. Beim perspectivischen Zeichnen lernen wir die Begrenzungslinien der Gegenstände in die Bildebene zu projiciren, und erst dadurch wird uns klar, was wir eigentlich „sehen“ und wie viel wir aus dem Schatze unserer Erfahrungen zu dem Gesehenen hinzuthun.

Das räumliche Moment der Sehwahrnehmung muss daher in zwei Componenten zerlegt werden. Die eine, unabhängig von aller Erfahrung, die ich als Sehform bezeichnete, entsteht allein

durch den Sehreiz, indem dieser lediglich unserer Organisation gemäss zunächst im optischen Lichtfelde der Hinterhauptsrinde und sodann im stereopsychischen Felde eine in allen Einzelheiten gesetzmässig bestimmte Erregung erzeugt, die uns als gewisser Richtungscomplex zwei- oder drei-dimensionaler Natur bewusst wird. Diesen Theil des räumlichen Momentes beim Sehact bezeichne ich als die sinnlich gestützte Raumcomponente oder auch als das unmittelbare räumliche Moment der Sehwahrnehmung.

Dieser sinnlich gestützte Antheil wird nun beim Sehen, wie ich ausgeführt habe, fast völlig unterdrückt durch einen anderen Richtungscomplex, die wirkliche Form der Dinge. Diese letztere im Bewusstsein jedes Erwachsenen stets vorwiegende Raumvorstellung bezeichne ich als mittelbares räumliches Moment der Sehwahrnehmung oder auch als associative Componente.

Es ist klar, dass wir, ausschliesslich auf unsere Sehwahrnehmungen angewiesen, niemals zu der Vorstellung der wirklichen Objectform gelangen könnten. Ein Würfel erscheint, je nach den unendlich vielen Standpunkten, von dem aus wir ihn sehen können, in unendlich vielen verschiedenen Sehformen. Nichts würde uns veranlassen, eine dieser Formen vor der anderen zu bevorzugen, alle wären völlig gleichberechtigt, und zum Begriffe des Objectes würde uns keineswegs die Unveränderlichkeit der Form gehören. Wir würden bei einem Trinkglase von gewöhnlicher cylindrischer Form annehmen, dass es, wenn bewegt, seine Form verändert, dass es vom Rechteck zum Kreis alle möglichen Umwandlungen erfahren kann.

Diese Annahme wird thatsächlich durch die Erfahrung gestützt. Ich hatte Gelegenheit, in der kgl. Universitätsaugenklinik des Herrn Geh. Uhthoff zu Breslau zwei Fälle von frühzeitig eingetretener Blindheit zu beobachten, die nach langen Jahren durch glückliche operative Eingriffe wieder sehend wurden[1]).

Besonders der eine dieser Fälle ist bemerkenswerth, weil die Intelligenz des Patienten eine genauere Untersuchung gestattete. Dieser Kranke war 24 Jahre blind gewesen und hatte fast jede Erinnerung an optisch gewonnene Raumvorstellungen verloren. Er vermochte nicht ein Eichenblatt zu beschreiben, gab die Grösse eines Sperlings gleich der einer Gans an u. s. w. Gleich nach der ersten Abnahme

1) Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde, 40. Jahrg. S. 97. F. Seydel, Ein Beitrag zum Wiedersehenlernen Blindgeborener.

des Verbandes vermochte er ein Strabometer vom Anblick kenntlich nachzuzeichnen. Er erhielt also durch den Sehact unzweifelhaft Raumvorstellungen.

Besonders bemerkenswerth aber waren seine Aeusserungen über die Wahrnehmung ihm vorgezeigter Gegenstände. Er erkannte die meisten nicht. Eine Visitenkarte erklärte er als Viereck; wurde sie um die Achse gedreht, so meinte er, sie würde schmäler, wurde sie von ihm entfernt, sie würde kleiner. Wir, die gelernt haben, für die Sehform die wirkliche Form zu setzen, nehmen in solchen Fällen nicht Form-, sondern Stellungsveränderungen wahr.

Der Kranke verhielt sich also genau so, wie wir es theoretisch erwarten müssen in Fällen, wo die associative Raumcomponente beim Sehen fehlt. Ganz gleichen Erscheinungen begegnen wir in manchen Fällen von Seelenblindheit, und theoretisch muss diese ja immer eintreten, sobald die Sehform nicht durch die wirkliche Form verdrängt wird. Ich verweise in dieser Beziehung auf die Lissauer-sche Beobachtung (Arch. f. Psych. Bd. 21 S. 222), ferner auf eine Arbeit Fritz Hartmann's (Wien. klin. Wochenschr. XV Nr. 21 S. 547). Besonders in letzterer hat die verständnissvolle Untersuchung überzeugend nachgewiesen, dass dem seelenblinden Kranken häufig nur die Sehform zum Bewusstsein kommt, und dass seine Unfähigkeit, Objecte optisch zu erkennen, ganz vorwiegend auf dem Fehlen der associativen Raumcomponente beruht. Ich erwähne einige besonders charakteristische Beispiele: „Ein Trinkglas (mit kreisförmigem Querschnitt), mit dem Boden gegen den Beschauer gekehrt, wird vom Patienten als Glas bezeichnet, ohne dass er anzugeben vermöchte, welcher Art das Glas ist, zu welchem Zwecke es dient; er kann nur sagen, dass es rund ist (Erkennung der Begrenzungsform).

„Dasselbe Glas wird nun dem Patienten aufrecht vorgehalten. Patient äusserte nun sein Erstaunen darüber, dass dieses ‚Glas flach sei, wie ein Reiseglas‘, er habe doch gedacht, es sei rund. Patient vermag nicht die in der Perspection oval erscheinende Peripherie des Glasrandes als rund aufzufassen.“

„Ein hölzerner Ofenschirm in gewöhnlicher Stellung wird vom Patienten richtig erkannt. Hierauf wird der Gegenstand auf einen Tisch so gelegt, dass das obere Ende des Schirmes dem Patienten zugewendet ist. Patient erklärt: ‚Eine Säge, . . . eine Sense‘.“

Die Fähigkeit, zu der Sehform die wirkliche Form zu associren, ist bei solchen Kranken wohl kaum je vollständig erloschen, meist

handelt es sich nur um eine Abschwächung dieser Fähigkeit. Man kann beobachten, dass hin und wieder die gewöhnliche Sehform, wie sie die Gegenstände in ihrer gewöhnlichen Stellung liefern, noch mit der wirklichen Form bewerthet wird. Dagegen werden die Objecte in ungewöhnlichen Stellungen nicht erkannt.

Ist diese Auffassung gewisser Formen der Seelenblindheit richtig, dann müssen Objecte, deren Sehformen mit den wirklichen Formen übereinstimmen, bei denen also der psychische Act der Association sich erübrigt, besser erkannt werden. Solche Objecte sind ebene Figuren, z. B. Buchstaben. In der That ist dieses Symptom im Lissauer'schen Falle vorhanden. Ich selbst habe es in einem anderen Falle beobachtet.

Wenn nun der Sehact als solcher durchaus nicht erklärt, warum wir unter allen möglichen Sehformen eines Objectes eine einzige, die, welche mit seiner wirklichen Form identisch ist, derartig bevorzugen, dass sie immer beim Anblick des Objectes uns bewusst wird, so erhebt sich die Frage, welche Erlebnisse, welche Sinneswahrnehmungen es sind, die zur allmählichen Verdrängung der Sehform durch die wirkliche Form führen.

Das sind die Erlebnisse, die Sinneswahrnehmungen, welche unsere Willkürbewegungen begleiten. Von ihnen, den Tastempfindungen im weitesten Sinne des Wortes, bleiben die Vorstellungen der wichtigen Objectform in dem Bewusstsein als Erinnerungsbilder haften und erwerben ihre Ueberwerthigkeit den Sehformen gegenüber.

Ehe ich aber auf die Begründung dieser Behauptung eingehe, möchte ich noch genauer ausführen, inwieweit der sinnlich gestützte Antheil des räumlichen Moments unserer optischen Wahrnehmung von der wirklich in unserem Bewusstsein auftauchenden Raumvorstellung sich unterscheidet.

Dass die wirkliche Form der Dinge auf Rechnung der associativen Componente allein zu setzen ist, ist schon erörtert worden. Aber noch eine andere, allen gesehenen Objecten nothwendig zukommende räumliche Eigenschaft, die der absoluten Grösse, kann unmöglich auf das Bewusstwerden des durch den Sehreiz allein ausgelösten stereopsychischen Processes zurückgeführt werden. Halte ich meine Hand etwa 25 cm von meinem Gesicht entfernt, so erscheint sie mir keineswegs doppelt so gross als in 50 cm Entfernung. Ich sehe sie in beiden Fällen in ihrer „wirklichen" Grösse. Den

Grössen der Netzhautbilder gemäss dürfte das nicht der Fall sein. Vollends erscheint mir ein Mensch in 20 m Entfernung auf der gegenüberliegenden Seite der Strasse nicht ebenso gross wie ein Maikäfer, der etwa 30 cm weit von meinem Gesicht vorüberfliegt; und doch sind die Netzhautbilder und damit die „Sehgrössen" beider Objecte gleich gross.

Betrachte ich das Zifferblatt der Wanduhr in meinem Zimmer, wenn ich dicht davorstehe, und trete dann 5 m bis an die gegenüberliegende Wand zurück, so bemerke ich durchaus keine Grössenabnahme des Zifferblattes, und doch bedeckt nunmehr das Netzhautbild nur noch den 25. Theil der Fläche.

Daraus folgt, die Vorstellung der wirklichen Grösse eines Objects, welche unweigerlich bei seinem Anblick in mein Bewusstsein tritt, ist keine directe Function des durch den Sehreiz erzeugten stereopsychischen Processes oder des Netzhautbildes. Den Erwachsenen auf der Gegenseite der Strasse sehe ich wirklich grösser als das Kind, das wenige Schritte vor mir hergeht, obgleich das Netzhautbild des letzteren das grössere ist.

Man könnte einwenden, dass die wahrgenommene Entfernung erst in Verbindung mit der Grösse des Netzhautbildes die Vorstellung der wirklichen Grösse bedingt, so dass die wirkliche Grösse des Objectes gleich $a \cdot d$ ist, wenn a die Grösse des Netzhautbildes, d die wirkliche Entfernung bedeutet. Das ist zweifellos richtig, nur ist der Sehact an sich ebensowenig fähig, uns die Verstellung einer wirklichen Entfernung zu geben, wie die einer wirklichen Objectgrösse.

Bedenken wir, dass beim zweiäugigen Sehen eine Querdisparation von 5″ in deutlicher Sehweite etwa 0,1 mm wirkliche Tiefenerstreckung bedeutet, in 1 km Entfernung aber einen Kilometer, so verstehen wir, dass in der That das unmittelbare räumliche Moment der optischen Wahrnehmung überhaupt nicht geeignet ist, die Vorstellung der absoluten Grösse hervorzubringen. Dazu fehlt das unveränderliche Vergleichsmoment. Nur wenn unter gleichen Verhältnissen die Reizung derselben zwei Sinneselemente stets dieselbe Grössenvorstellung in mir erweckt, wie es nicht bei der Netzhaut, wohl aber auf der Haut unseres Körpers der Fall ist, nur dann könnte diese Vorstellung gebildet werden.

Man kann sich in der That durch das Experiment unschwer davon überzeugen, dass wir, auf unsere Sehwahrnehmung allein ange-



wiesen, weder die Vorstellung der absoluten Entfernung noch die der obsoluten Grösse bilden könnten. Trifft man im Dunkelzimmer eine Vorrichtung derart, dass man auf einem beweglichen Papierschirm mit einem Scheinwerfer helle Kreise von beliebiger Grösse beleuchten kann, so hat der Beschauer, welcher ein- oder zweiäugig durch ein Loch in der Thüre beobachtet, keinerlei Wissen, weder von der Entfernung noch von der Grösse des beleuchteten Kreises. Wird der Versuch mit allen Vorsichtsmaassregeln angestellt, so ist zwar der Beobachter gezwungen, dem Kreise irgend eine absolute Grösse und Entfernung zu geben; denn eine Sehwahrnehmung ohne associative Componente gibt es nicht. Diese Vorstellung entspricht aber durchaus nicht der Wirklichkeit. Ein kleiner, ganz naher Kreis kann für sehr gross und zugleich sehr fern gehalten werden, ein grosser, sehr entfernter für sehr klein und ganz nahe. Es ist interessant, zu beobachten, wie in dem Augenblicke, wo ein bekanntes Vergleichsobject vorhanden ist, wenn z. B. der Experimentator seine Hand auf den Schirm legt, im letzteren Falle ganz plötzlich der Kreis für ungeheuer gross gehalten wird[1].)

---

1) Es ist recht auffällig, dass die vielen Arbeiten, welche sich mit der scheinbaren Grösse der Gestirne am Horizont und im Zenith beschäftigen, diese Frage beantworten wollen, bevor die wichtige und unumgängliche Vorfrage erledigt ist, warum wir denn dem Monde z. B. überhaupt eine absolute Grösse beilegen. Die Versuche, die scheinbare Gestalt des Himmelsgewölbes, das eine Kugelcalote von geringer Höhe darstellen soll, dafür verantwortlich zu machen, sind natürlich gänzlich verfehlt. Denn auch diese scheinbare Wölbung ist nicht eine vom Sehact unmittelbar gelieferte Raumvorstellung, sondern ein associatives Moment.

Dass der Mond am Horizont sehr weit entfernt ist, das haben wir bei unseren Spaziergängen so und so oft sinnlich erfahren, oder wir haben den Mond doch immer nur hinter, d. h. gedeckt von den weitesten Objecten am Himmel aufsteigen sehen. Gemäss dieser sinnlich wahrgenommenen, beim Sehact associativ auftauchenden sehr grossen Entfernungsvorstellung bemessen wir die absolute Grösse des aufgehenden Mondes individuell verschieden, wie ein Scheunenthor, ein Wagenrad, einen Teller.

Von anderen als horizontalen Entfernungen aber haben wir keine sinnliche Erfahrung. Wir können uns aus eigener Kraft nicht senkrecht in der Luft erheben, und darum haben wir auch keine Veranlassung, in verticaler Richtung gesehene Objecte in die allergrösste durch Sinneserfahrung wahrnehmbare Entfernung zu verlegen.

Man ist immer wieder von Neuem erstaunt, wenn man gelegentlich das Zifferblatt einer Thurmuhr oder die Kugel auf dem Thurm aus unmittelbarer Nähe sieht, wie sehr man ihre wirkliche Grösse unterschätzt hatte.

Also auch die Vorstellung der absoluten Grösse ist ein mittelbarer Antheil des räumlichen Momentes der Sehwahrnehmung. Sie ist als solche nicht gesetzmässig bestimmt, nicht die bewusste psychische Begleiterscheinung eines Mechanismus, der in der Netzhaut angreifend eine durch unsere Organisation bestimmte gesetzmässige Veränderung im stereopsychischen Felde erzeugt, sondern sie ist abhängig von dem Zustande, in welchem das stereopsychische Feld durch alle voraufgegangenen Sinneserfahrungen sich gerade befindet. Die associative Componente der Sehwahrnehmung, die Vorstellung der wirklichen Form und Grösse, ist also eine Function der jeweiligen Erfahrung und mit dieser veränderlich.

Sie ist es allein, auf welcher alle sogenannten optischen Täuschungen beruhen, soweit sie sich auf räumliche Verhältnisse beziehen. In dem Maasse, wie ich die wirkliche Form dieser Täuschungsfiguren kennen lerne, in dem Maasse verschwindet — bei den einfacheren wenigstens — auch die Täuschung.

Diese Täuschungen dürften also bei Sehendgewordenen, frühzeitig Erblindeten und bei der geschilderten Form der Seelenblinden nicht auftreten. Leider bin ich bis jetzt nicht in der Lage gewesen, hierüber Untersuchungen anzutellen. Diese Täuschungen aber in Urtheils- und Wahrnehmungstäuschungen trennen zu wollen, ist ein betrübendes Zeugniss für den heutigen Stand der psychologischen Forschung, wie der grösste Theil der psychologischen Literatur über optische Täuschungen überhaupt.

Nur ganz kurz möchte ich an dieser Stelle auf die Entstehung dieser Täuschungen eingehen, die sich aus dem Vorhergehenden eigentlich von selbst ergibt.

Diese sinnliche Erfahrung über die wirkliche Grösse und Entfernung der Dinge führt also dazu, dass wir selbst kleine Netzhautbilder mit einer beträchtlichen absoluten Grösse bewerthen müssen; fehlt sie, so tritt diese Nöthigung nicht ein. Jedes Mal, wenn wir gehen, erfahren wir, dass die weiter entfernten Wegstrecken, deren Netzhautbild sehr klein ist, in Wirklichkeit viel grösser sind als die nächsten 10—20 m, deren Netzhautbild ein grosses ist. Diese sinnliche Erfahrung machen wir nur in horizontaler Richtung und bewerthen danach Objectgrösse und Entfernung. Nie, oder doch nur in den seltensten Ausnahmefällen für verhältnissmässig kleine Erhebungen, machen wir ähnliche Erfahrungen in senkrechter Richtung, und desshalb schätzen wir senkrecht über einander gelegene Strecken von gleicher Grösse der Netzhautbilder für gleich gross, halten also alle Höhenerstreckungen für kleiner, als sie wirklich sind.

Ein weisses Blatt Papier wird von mir als Ebene gesehen. Zeichne ich ein Sechseck darauf, so erregt dieses einfach den Eindruck einer ebenen Figur. (Fig. 1.) Vervollständige ich nun die

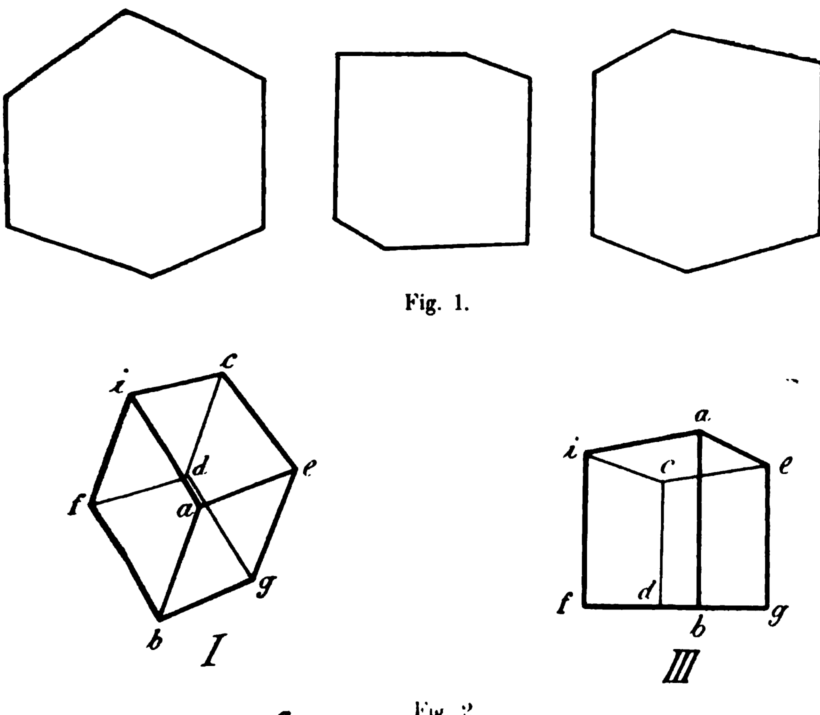


Fig. 1.

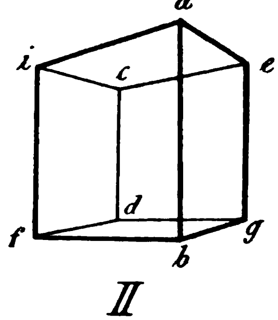


Fig. 2.

die Zeichnung etwa wie in Fig. 2, so weiss ich zwar immer noch, dass ich eine ebene Zeichnung vor mir habe, aber ganz deutlich meldet sich zugleich in meinem Bewusstsein die Vorstellung des körperlichen Würfels. Ich weiss zwar genau, dass eine ebene Figur vorliegt, aber die Vorstellung des körperlichen Würfels tritt mit zwingender Gewalt in mein Bewusstsein, sie macht sich bei allen Grössen und Winkelschätzungen geltend.

Man beachte einmal, wie in Fig. 2, *III*, *a b*, als vordere Kante gedacht, bei unbefangener Betrachtung nicht wesentlich grösser erscheint als *i f*, und wie Kante *i a* fast horizontal verläuft! Und nun

bemühe man sich, *c d* als vordere Kante zu denken. Im Augenblicke, wo dies gelingt, erscheint die Neigung von *i a* gegen die Horizontale sehr gross, *a b* sehr bedeutend grösser als *i f*. Im ersteren Falle verhindert die associative Componente, zwar nicht in dem Maasse wie beim Erblicken eines wirklichen Würfels, aber noch deutlich genug, dass die verhältnissmässigen Grössen der auf der Netzhaut entstehenden Bilder von *i f* und *a b* zum Bewusstsein kommen; die associative Componente wirkt ausgleichend auf die der Sehform eigenen Grössenunterschiede. Im letzteren Falle bewirkt sie gerade das Gegentheil sie verstärkt dieselben.

Es war mir lehrreich, zu beobachten, dass bei Kindern von 6 bis 7 Jahren auch bei Zeichnungen die Sehform selbst so gut wie gar nicht bewusst wird. Ich stellte ihnen die Aufgabe, sich genau die Fläche *a e c i* in Fig. 2 anzusehen und liess sie dieselbe nachzeichnen. Eines dieser Kinder zeichnete ein Quadrat, alle aber zeichneten sie sehr quadratähnlich, so dass man deutlich merkte, dass sie aus der Betrachtung nur die Erinnerung der wirklichen Form des gezeichneten Würfels zurückbehalten hatten. Sie liessen sich auch durchaus nicht durch den Augenschein von ihrem Irrthum überzeugen, und erst, als sie ihre Zeichnungen mit der Scheere ausgeschnitten hatten und versuchten, sie mit der Vorlage in Deckung zu bringen, gaben sie, sichtlich erstaunt, ihren Irrthum zu.

Die associative Componente macht sich also beim Sehen auch dann geltend, wenn, wie bei einfachen Strichzeichnungen, die Vorstellung des dreidimensionalen Gebildes ein Gegengewicht erhält in dem sicheren Wissen, dass ich eine ebene Zeichnung vor mir habe. Sie ist um so mächtiger, je genauer alle Einzelheiten der Beleuchtung, der Farbe der Wirklichkeit entsprechen, sie scheint bis zum Verschwinden abzunehmen, je unvollkommener die Zeichnung mit der Sehform bekannter Gegenstände übereinstimmt. Aber sie scheint eben nur zu verschwinden, sie verräth sich selbst dann noch in den Täuschungen über Grössen und Winkel, wenn ich mir der Anwesenheit einer körperlichen Vorstellung, die die Zeichnung erzeugen kann, gar nicht mehr bewusst bin.

Die mittelbare und die unmittelbare Raumcomponente beim Sehact zeigen also in ihrem gegenseitigen Bewusstseinswerth alle möglichen Abstufungen. Während ich beim Erblicken eines wirklichen Würfels nur rechte Winkel und gleich grosse Kanten sehe, fällt es mir beim Betrachten eines völlig naturgetreuen Gemäldes,

einer einfacheren, schattirten Zeichnung, einer Strichzeichnung desselben Gegenstandes immer leichter, die Unterschiede der Kantengrössen, die Abweichungen der Winkel von 90° in der Sehform wahrzunehmen. Die Sehform gewinnt in demeselben Maasse an Bewusstseinswerth, in welchem die Vorstellung des körperlichen Objectes zurücktritt.

In Fig. 3 findet man eine der beiden Müller-Lyer'schen Figuren in senkrechter Stellung. Kein Mensch dürfte hierbei etwas anderes zu sehen meinen als eine gerade Linie, an deren Enden je zwei Schräge angesetzt sind. Irgend eine körperliche Vorstellung

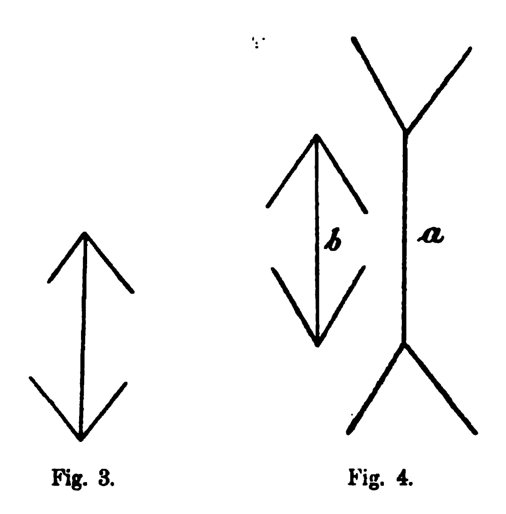


Fig. 3. Fig. 4.

bemerken hierbei wohl nur die Wenigsten. In Fig. 4 sehen wir beide Müller-Lyer'schen Figuren in senkrechter Stellung. Wir wissen, in beiden sind die Mittelstücke völlig gleich, und doch erscheint die Strecke in 4*a* bedeutend grösser als in 4*b*. Jetzt betrachten wir nochmals Fig. 2 *II*. 4*a* ist derselbe Richtungscomplex, den wir an der Kante *c d* sehen, während 4*b* mit dem der Kante *a b* übereinstimmt. Da wir die in der Zeichnung des Würfels bestehenden Unterschiede zwischen *a b* und *c d* zweifellos nur in Folge der sehr lebhaften associativen Componente zu übersehen geneigt sind, d. h. *c d* für verhältnissmässig zu gross halten, so haben wir die Müller-Lyer'sche Täuschung offenbar auch auf Rechnung dieser assoccativen Componente zu setzen. Denn in der Würfelzeichnung schätzen wir *c d* nur desshalb zu gross, weil wir wissen, dass es hinten liegt. Drehen wir die Verhältnisse in der Vorstellung um, denken wir *c d*

als vordere Kante, so unterschätzen wir seine Grösse. In der perspectivischen Würfelzeichnung aber sind es nur die Richtungen der mit *a b* oben und unten zusammenstossenden Kanten, die spitzen Winkel, welche diese mit der Senkrechten bilden, die die Vorstellung des Vorne im Vergleich mit der Lage von *c d* hervorrufen können, und dieser gleiche Unterschied findet sich in den Richtungscomplexen 4*a* und 4*b*. Tritt bei Betrachtung dieser letzten Figuren nun auch die Vorstellung, dass bei 4*a* das Mittelstück im Hintergrunde, bei 4*b* vorne liegt, nicht deutlich auf, so zeigt sich der Einfluss dieser unbewussten associativen Componente doch in der Grössenschätzung [1]).

Dieses Anklingen der associativen Raumcomponente, ohne dass es zu einer klar bewussten körperlichen Vorstellung käme, ist nun

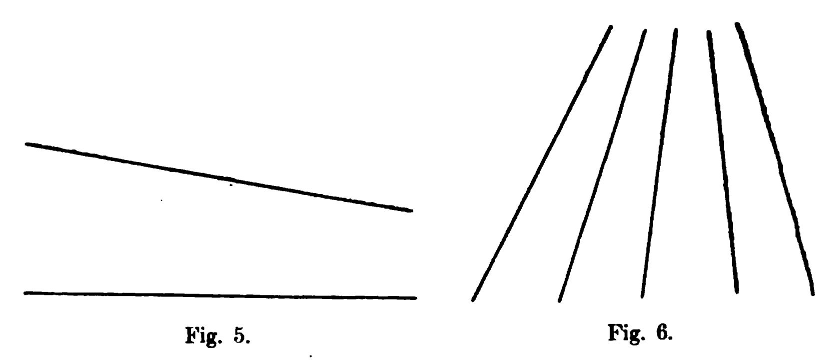


Fig. 5. Fig. 6.

regelmässig die Ursache für das Auftreten von optischen Täuschungen der beschriebenen Art.

Zwei parallele Gerade geben immer die Sehform zweier sich schneidenden Linien. Entsteht beim Betrachten zweier convergent gezeichneter Linien in unserem Bewusstsein diese Sehform (Fig. 5), so wirkt immer die associative Componente mit, deren Bewusstseinswerth die Vorstellung paralleler, vom Beschauer sich entfernender Geraden ist.

Erfordert es bei Betrachtung von Fig. 5 eine gewisse Mühe, diese associative Componente zur Vorstellung zu machen, so bemerken wir sie beim Anblick der Fig. 2 (*I*, *II*, *III*) an den Kanten *a e*, *b g*, *a i*, *b f* ohne Weiteres, und zwar ist in Fig. 2, *I* diese Vorstellung der Parallelität so vorwiegend, dass wir die wirkliche, durchaus nicht unbedeutende Convergenz der Kanten nicht wahrnehmen und in Folge dessen $a\,b = i\,f = e\,g$ schätzen.

1) Gelingt es, das Mittelstück von 4*b* als hinten liegend vorzustellen, so verschwindet die Täuschung.

Die Fig. 6, erzeugt dieselbe Sehform wie die Dielenfugen eines Zimmerfussbodens. Während aber diese Sehform, wenn ich wirklich einen solchen Fussboden sehe, gar keinen Bewusstseinswerth hat, scheint umgekehrt die associative Componente beim Anblick von Fig. 6 belanglos. Freilich, wenn ich erst einmal darauf aufmerksam geworden bin, dass Fig. 6 die Dielenfugen darstellen kann, dann tritt auch die associative Componente als Vorstellung auf. Aber ein Unbefangener sieht in zwei aufeinander zulaufenden Geraden zunächst sicher nichts Räumliches. Und doch lässt sich auch bei ihm die Einwirkung der associativen Componente deutlich nachweisen.

Auf wirklichen Parallelen senkrechte Verbindungslinien (die Fugen eines mit rechteckigen Steinen belegten Bürgersteiges) haben

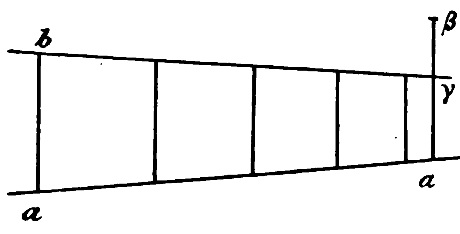


Fig. 7.

eine desto kleinere Sehgrösse, je weiter sie von uns entfernt sind. Trotzdem ruft ihr Anblick in uns, recht unabhängig von den colossalen Unterschieden der Sehgrössen, die Vorstellung der gleichen wirklichen Grössen hervor.

Dieser Zwang, der jedes Mal sich zeigt, wenn die Sehform zweier convergenter Linien in uns erregt wird beim Anblick eines räumlichen Objectes, besteht nun auch z. B. bei Anblick von Fig. 7. $a\ b$, ist thatsächlich genau gleich $\alpha\ \beta$, und wenn wir auch sehen, dass die auf $a\ b$ nach rechts folgenden Verbindungslinien immer kleiner werden, so unterschätzen wir doch diese Grössenabnahme, ganz der Wirkung der associativen Compenente entsprechend; wir würden es desshalb kaum für möglich halten, dass $\alpha\ \gamma$ um $\beta\ \gamma$ kleiner ist als $a\ b$, und überschätzen $\alpha\ \beta$ bedeutend.

Ganz ähnlich, nur etwas stärker, tritt die Täuschung in Fig. 8 hervor, wo $\alpha\ \beta = \alpha'\ \beta'$ und $\gamma\ \delta = \gamma'\ \delta'$ ist; $\varepsilon\ \xi$ ist dabei gleich $\alpha\ \beta$, wird aber für grösser gehalten.

Die associative Componente bewirkt also, dass wir zwischen Convergirenden gelegene Strecken für um so grösser halten, je

näher sie am Schnittpunkt liegen. Dabei hebt die associative Componente bisweilen eine deutliche Tiefenvorstellung in's Bewusstsein.

Die Täuschung in Fig. 9 ist danach ohne Weiteres verständlich, sowohl in 9 *a* wie in 9 *b* sind sämmtliche Vierecke einander gleich. In der Richtung der Convergenz der schrägen Seiten aber besteht eine deutliche Neigung zur Grössenüberschätzung.

Ja, die einfache Zeichnung eines schiefen Winkels verräth deutlich das Vorhandensein der associativen Componente. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle associren wir zu der Sehform

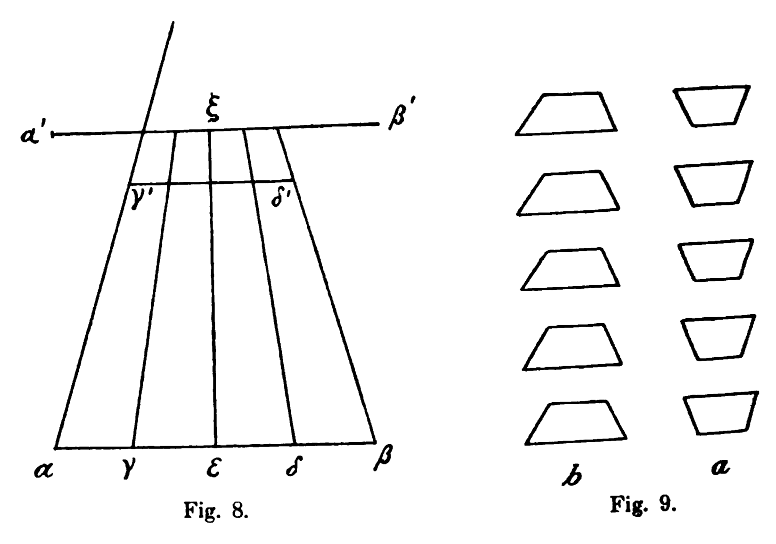


Fig. 8. Fig. 9.

eines schiefen Winkels die wirkliche Form eines solchen von 90°. Diese Form bevorzugen wir aus angeborener Anlage, wie ich gezeigt habe, bei aller produktiven Thätigkeit unter allen möglichen Winkelformen. Sowohl also aus Gründen der Erfahrung wie aus Gründen der uns angeborenen Hirnorganisation tritt die Sehform des schiefen Winkels mit einer associativen Componente in Verbindung, die den Bewusstseinswerth eines rechten Winkels hat.

Nur die Sehform des rechten Winkels ist im Allgemeinen identisch mit dem Bewusstseinswerth des dazu associirten räumlichen Momentes. Hieraus erklärt sich folgende eigenthümliche Erscheinung. Einen Winkel von 45° schätzen wir zu gross; zeichnen wir zwei Winkel von 45° mit gemeinsamem Scheitel und Schenkel,

so erscheint jeder einzelne grösser, als er wirklich ist, beide zusammen aber sehen durchaus so aus wie ein Rechter. Fig. 10.

Das ist natürlich nur unter Zuhülfenahme einer dreidimensionalen Formvorstellung verständlich, die sofort deutlich wird, wenn ich mir *A z* senkrecht auf der Ebene des Papiers denke.

Ja, eine einfache, schräg zu den Rändern des Zeichenblattes gestellte Grade kann ich mir denken als das Bild eines Telegraphendrahtes, der in der Richtung der Senkung sich von mir entfernt, oder als oberen Rand einer Mauer, die senkrecht zur Ebene des Papiers steht. Die associative Componente ist mit der Sehform gegeben und kann in jedem Augenblicke Vorstellung werden.

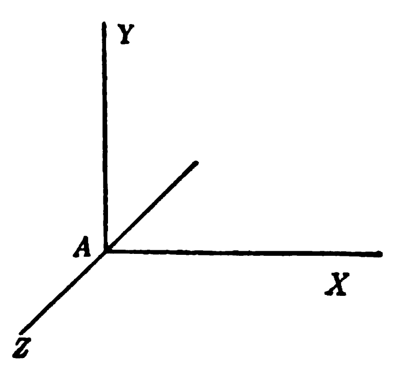


Fig. 10.

Aber sie wirkt mit, selbst wenn ihr kein Bewusstseinswerth zukommt. In Fig. 12 sind skizzenhaft zwei Häuser dargestellt, wie sie erscheinen, wenn ich eine Strasse entlang sehe. Das Haus II springt etwas mehr in die Strasse vor als Haus I. Diese ohne Weiteres auftauchende räumliche Vorstellung wird durch die schrägen Linien *c d*, *e f* u. s. w. erzeugt. Dort, wo sie unterbrochen sind, an den Senkrechten bei *a b*, deckt sich die associative Componente mit der Vorstellung der Zeichenebene; *ε φ* ist die Verlängerung von *c d*. Diese Vorstellung aber kann nicht aufkommen, weil die hier als Vorstellung sehr deutliche associative Componente verlangt, dass *ε φ* in einer anderen Ebene liegt als *c d*. Die Punkte *d* und *ε* liegen in einer Ebene *a b e d*. In dieser Ebene bedeutet aber *ε b* eine wirklich kleinere Strecke als *a d*; daher liegt *ε* tiefer als *d*. Hier verhindert also die associative Componente die einheitliche Auffassung von *c d ε φ*.

Man wird nun ohne Weiteres die Täuschung der Poggendorf'schen Fig. 12 begreifen. An den Stellen der Zeichenebene, wo die Schrägen

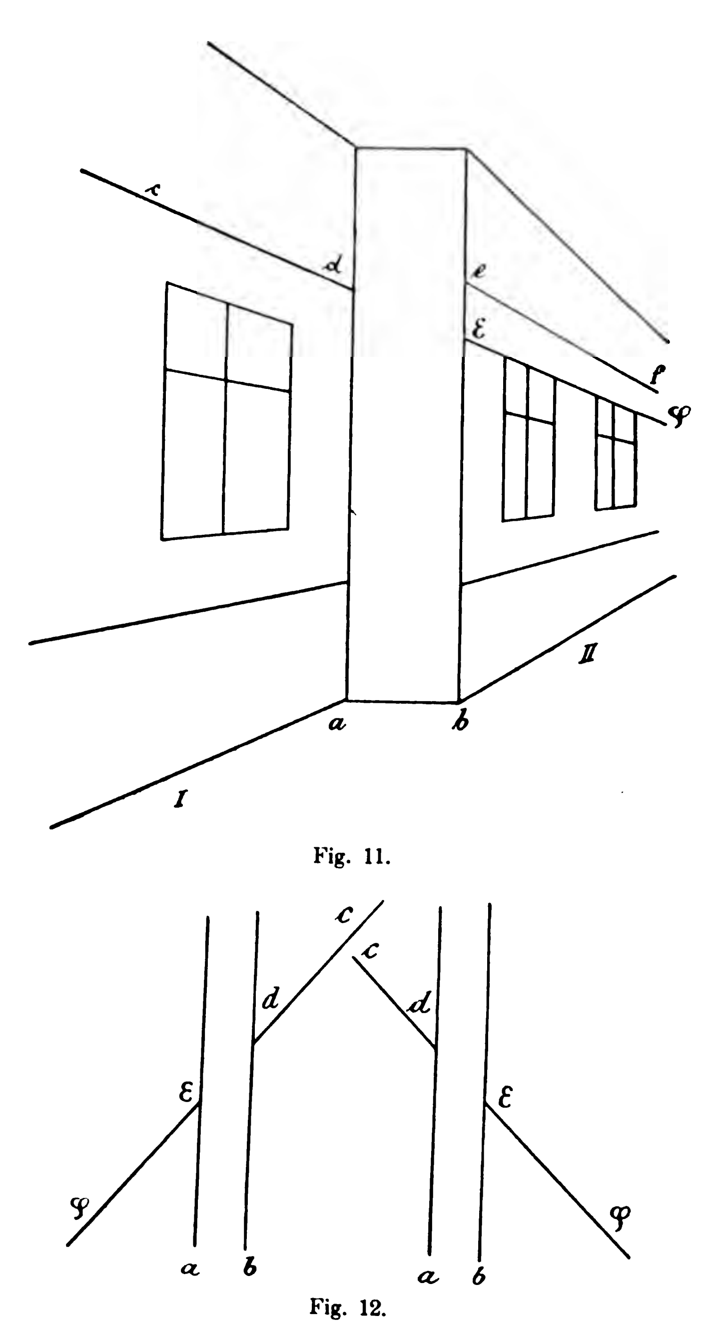


Fig. 11.

Fig. 12.

c d und *ε φ* vorhanden sind, wirkt die associative Componente, die, zum klaren Bewusstsein erhober, dieselben räumlichen Vorstellungen schaffen würde, wie wir sie bei Fig. 11 bemerken. Nur zwischen den Parallelen *a ε* und *b d* ist das associative Moment mit dem sinnlich gestützten identisch. Darum erscheint *ε* nicht in der Verlängerung von *c d*, sondern tiefer zu liegen.

Wohl verstanden: Ich behaupte nicht, dass für das Zustandekommen der Täuschung die entsprechende dreidimensionale Vorstellung im Bewusstsein vorhanden ist. Wohl aber behaupte ich, dass ein Hirnprocess, welcher der associativen Componente entspricht, und dessen Vorhandensein durch die bei jedem Sehact vorhandene Vorstellung der absoluten Grösse bewiesen ist, auch insofern er selbst keinen Bewusstseinswerth hat, den unmittelbaren Antheil der räumlichen Sehwahrnehmung bezw. den ihm zu Grunde liegenden stereopsychischen Process in deutlicher Weise beeinflusst, so beeinflusst, wie eben die Vorstellung der Sehform durch die bewusste Vorstellung der wirklichen Form beeinflusst werden müsste.

Genau genommen sind es bei diesen Täuschungsfiguren aber eigentlich 2 associative Componenten verschiedener Herkunft, die um den Vorrang im Bewusstsein kämpfen. Dass ich beim Anblick eines wirklichen Würfels gleiche Kanten und rechte Winkel sehe, während der Richtungscomplex der Sehform keinen deutlichen Bewusstseinswerth hat, dass ich aber beim Anblick einer Würfelzeichnung neben der Vorstellung der wirklichen Form auch die Sehform im Bewusstsein habe, dieser Unterschied der räumlichen Vorstellungen bei gleichen Sehformen kann ja nur darauf beruhen, dass ich die wirkliche Form des Papierbogens kenne, dass mir der von dem Papier ausgeübte Netzhautreiz als associative Componente die wirkliche Form und Grösse des Blattes in's Bewusstsein hebt.

Dass diese letztere associative Componente es ist, welche das Bewusstwerden der reinen Sehform begünstigt, wird dadurch bewiesen, dass, wenn ich diese Figuren auf einen unsichtbaren Hintergrund, z. B. auf eine Glasplatte, zeichne, die zugehörigen drei dimensionalen Vorstellungen viel deutlicher sich entwickeln. Einen aus Draht hergestellten Würfel vermag ich von seiner aus Draht hergestellten perspectivischen Zeichnung bei einäugiger Betrachtung überhaupt nicht zu unterscheiden. Ist seine Kantenlänge 5 cm, so

genügt eine Entfernung von 10 m und weniger, um die Unterscheidung unmöglich zu machen für zweiäugiges Sehen.

Ohne hier auf die Unzahl aller bekannten Täuschungsfiguren einzugehen, möchte ich nur bemerken, dass nicht eine einzige existirt, welche durch die associative Componente nicht zwanglos erklärt würde.

In dem Zusammenwirken der beiden Antheile des räumlichen Momentes beim Sehen liegt ohne Frage eine Erscheinung vor, die den Namen Association verdient.

Aber wiederum bemerken wir, dass die hier stattfindende Association durchaus nicht eine einfache Addition von Bewusstseinserscheinungen ist. Sehe ich nach einer Zimmerecke hin, so ist lediglich die associative Componente im Bewusstsein vertreten, ich erhalte durch den Sinnesreiz nur die Vorstellung dreier unter rechten Winkeln zusammenstossender Ebenen. Die unmittelbare Componente ist hierbei keine Vorstellung.

In der einfachen Strichzeichnung des Würfels ist das Verhältniss beider Componenten ein anderes. Ich bemerke viel besser als beim Anblick des wirklichen Würfels, dass die gezeichneten Kanten nicht gleich gross, die gezeichneten Winkel keine rechten sind; aber trotzdem ist die associative Componente als räumliche Würfelvorstellung deutlich vorhanden, und bewirkt, dass ich die Grössenunterschiede in den gezeichneten Kanten, ebenso die Abweichung der Winkel von 90° mehr weniger unterschätze,

Endlich in den sogenannten optischen Täuschungsfiguren tritt die associative Componente an Bewusstseinswerth fast vollständig zurück, so dass ich mir einer Körpervorstellung meist gar nicht bewusst bin. Immerhin ist es durch einen Act der Aufmerksamkeit viel leichter, diese Körpervorstellung in's Bewusstsein zu heben, als beim Anblick einer Zimmerecke die unmittelbare Componente Vorstellung werden zu lassen.

Das Vorhandensein des Hirnprocesses, welcher dieser associativen Componente zu Grunde liegt, verräth sich aber sehr deutlich darin, dass wir bei den Täuschungsfiguren Richtungen und Grössen in demselben Sinne falsch beurtheilen, wie wenn die gleichen Netzhautbilder durch wirkliche körperliche Objecte erzeugt werden.

Die Association dieser beiden räumlichen Componenten besteht demnach nicht in einer einfachen Addition, sondern in einer gegenseitigen Veränderung oder Beeinflussung, in der Bildung einer Ueber-

gangsvorstellung, in welcher bald die eine, bald die andere Componente überwiegen kann.

Würden die Psychologen die zwei Bestandtheile im räumlichen Momente jeder Sehwahrnehmung erkannt haben, würden sie die Unvorstellbarkeit der von jeder Erfahrung unabhängigen Componente und damit die Unmöglichkeit, die Sehwahrnehmung ohne Zusammenhang mit anderen Sinneswahrnehmungen zu behandeln, begriffen haben, ein grosser Theil der Arbeiten über optische Täuschungen wäre ungeschrieben geblieben; kaum zum Schaden der Wissenschaft.

Das eigenthümliche Verhalten, welches die Sehform gegenüber der wirklichen Form der Objecte in unserem Bewusstsein zeigt, verdient noch eine besondere Beleuchtung. Wir können durch einen besonderen Akt der Aufmerksamkeit, z. B. beim Körperzeichnen, die Sehform voll in's Bewusstsein heben. Ohne dass der Sinnesreiz ein anderer wäre, d. h. bei genau den gleichen nervösen Processen in der Netzhaut und den subcorticalen Endigungsstätten des Sehnerven, finden wir bei unbefangener Betrachtung in unserem Bewusstsein einen ganz anderen Richtungscomplex: die wirkliche Form. Der stereopsychische Vorgang, welcher der unmittelbaren Raumcomponente der Sehwahrnehmung entspricht, hat also eigentlich keine subjective Seite, aber er ist die nächste mechanische Ursache für einen anderen stereopsychischen Process, den wir als Vorstellung der wirklichen Objectform erleben.

Meiner Ansicht nach würde man sich gröblich an dem Wortbegriffe „Vorstellung" versündigen, wollte man hier die unmittelbare Componente der Sehwahrnehmung als unbewusste Vorstellung bezeichnen. Theile dieser Componente können in's Bewusstsein treten: die sind dann Vorstellung. Diejenigen Theile aber, welche keine bewusste Begleiterscheinung haben, sind nichts als chemische Processe in der Nervensubstanz, die in der Kette der mechanischen Causalität keine andere Rolle spielen als die Veränderung der Netzhaut durch Lichtreize oder die äussere Lichtenergie.

Dass wir im Stande sind, auf Grund rein psychologischer Betrachtungen die nächsten mechanischen Ursachen der Veränderungen unseres Bewusstseinsorganes zu erschliessen, das eben stellt den Werth der Psychologie für unsere mechanische Weltauffassung erst in's rechte Licht.

Die Psychologie greift in dieser Kette der mechanischen Causa-

lität gerade im Mittelpunkte an, während Physik und Physiologie von aussen her diesem Mittelpunkte zustreben. Sie ist die Wissenschaft von innen heraus, die einst der Wissenschaft von aussen die Hand reichen wird.

Unsere Betrachtungen über das räumliche Moment in Wahrnehmung und Vorstellung wären unvollständig, wollten wir es nicht auch in seiner Rolle bei den Willkürbewegungen untersuchen. Gerade die Beziehungen zwischen Raumvorstellung und Willkürbewegung gestatten ein Eindringen in ungeahnte Tiefen des Mechanismus unserer Bewusstseinserscheinungen.

Für jede willkürliche Muskelinnervation ist es unbedingtes Erforderniss, dass ihr in unserem Bewusstsein eine Vorstellung vorausgeht, welche die erfolgende Bewegung gesetzmässig bestimmt. Diese Vorstellung ist entweder eine räumliche oder eine lautliche. Im letzteren Falle kommt für die Ausführung immer nur eine engbegrenzte Gruppe von Muskeln in Betracht: der phonetische Apparat. Will ich den Buchstaben A oder B aussprechen, oder auch ein Wort, z. B. Haparanda, so kann ich das immer nur durch die Innervation ganz bestimmter Muskeln, und diese Innervation ist durch die Lautvorstellung in allen ihren Einzelheiten genau bestimmt.

Ist aber die den Bewegungswillen begleitende Vorstellung eine räumliche, z. B. die eines Kreises, einer geraden Linie, der Buchstabenform A oder B, so vermag ich die Bewegung durch sehr verschiedene Muskelgruppen auszuführen. Ich kann den Kreis mit dem rechten oder linken Arm, mit einem beliebigen Finger allein, mit dem Kopf, ja, schliesslich mit jedem genügend beweglichen Punkte meines Körpers beschreiben. Ich kann diesen Weg auch durch eine beliebige Fortbewegungsart meines ganzen Körpers durchlaufen, ich kann ihn gehen, kriechen, schwimmen, fahren u. s. w.

Die einfache Formvorstellung ist also der Lautvorstellung in Bezug auf die Muskulatur unseres Körpers nicht gleichwerthig. Während die Lautvorstellung die bewusste Begleiterscheinung einer Hirnrindenveränderung ist, die nur für die motorischen Rindenfoci des phonetischen Apparates einen adäquaten Reiz bildet, kann der stereopsychische Process, den wir als Vorstellung einer Form erleben, je nach den Umständen zum adäquaten Reiz für die motorischen Foci fast aller Körpermuskeln werden.

Diese Willkürbewegungen, welche von Raumvorstellungen abhängig sind, bezeichne ich als räumliche Bewegungen. Sie sind es,

welche uns in Folgendem ausschliesslich beschäftigen werden. Die Formvorstellung eines Kreises ist nun nicht ohne Weiteres identisch mit der Vorstellung der Kreisbewegung. Während bei ersterer der ganze Kreis in allen seinen Theilen gleichwerthig im Bewusstsein vorhanden ist, schliesst sich bei letzterer an ein ganz besonders beachtetes Kreisdifferential im nächsten Zeittheilchen das räumlich benachbarte an u. s. f., bis die Aufmerksamkeit nach einer gewissen Zeit bei dem Ausgangspunkte wieder anlangt. Die Bewegungsvorstellung entsteht also aus der Formvorstellung dadurch, dass die räumlich benachbarten Wegdifferentiale in den aufeinanderfolgenden Zeittheilchen besonders beachtet werden, d. h. dadurch, dass in jedem Augenblicke der Bewegungsvorstellung ein ganz bestimmter Wegdifferential einen besonderen Bewusstseinswerth erhält, den in diesem Zeittheilchen die übrigen Wegdifferentiale nicht besitzen.

Entsteht die Bewegungsvorstellung in Folge eines sinnlichen Reizes, sehe ich z. B. eine Kegelkugel rollen, oder schreibt mir Jemand einen Buchstaben mit der Fingerspitze auf die Haut der Hand oder des Rückens, so vermag ich genau zu sagen, welches der Grund für dieses Wandern der Aufmerksamkeit ist. Der wechselnde Sinnesreiz erzeugt durch Vermittlung der Sinnescentren in jedem Augenblicke eine besondere, sinnlich gestützte, stereopsychische Erregung, und diese bedeutet für unser Bewusstsein die mit Aufmerksamkeit betrachtete Vorstellung eines ganz bestimmten Punktes im Raum.

Kann ich mir einen bestimmten Punkt im Raume vorstellen, oder meine Aufmerksamkeit unverändert auf einen bestimmten Raumpunkt lenken, wofern derselbe nicht räumliches Moment einer Sinneswahrnehmung ist? Mit anderen Worten: Gibt es eine Aufmerksamkeit auf einen Raumpunkt, falls dieser nicht sinnlich wahrgenommen wird? Berühre ich eine auf dem Tische liegende Schrotkugel bei geschlossenen Augen mit der Zeigefingerspitze, so ist das räumliche Moment der Wahrnehmung ein ganz bestimmter Punkt im Raum.

In dem Augenblicke, wo ich die Fingerspitze zurückziehe, wird der Punktvorstellung die sinnliche Stütze entzogen. Die Wahrnehmung wird zur Vorstellung im landläufigen Sinne des Wortes oder zum Erinnerungsbilde. Behalte ich die Augen geschlossen, so kann ich nunmehr auf Grund dieser Vorstellung die Kugel nochmals mit dem Zeigefinger berühren wollen. Die Raumvorstellung bezw. der ihr zu Grunde liegende stereopsychische Process wird zur Vorstufe einer motorischen Innervation. Der Versuch aber zeigt, dass die Vor-

stellung des Raumpunktes nicht mehr identisch ist mit dem räumlichen Moment der Tastwahrnehmung. Ich treffe die Schrotkugel nicht, was sicher mit jedem beliebigen Körpertheile gelingt, solange ich die Kugel fühle. Der stereopsychische Process ist also ein anderer geworden, denn sonst müsste er sich in der gleichen Muskelinnervation entladen wie während der Wahrnehmung. Diese Veränderung verräth sich meinem Bewusstsein als ein Gefühl der Unbestimmtheit.

Wir sahen, dass beim einäugigen Sehact die Anordnung der Sehpunkte in der Tiefenausdehnung nicht sinnlich gestützt ist. Die Entfernung eines einäugig wahrgenommen Punktes ist demnach eine blosse, sinnlich nicht gestützte Vorstellung.

Betrachten wir mit beiden Augen eine senkrecht und frei stehende Stricknadel, und machen den Versuch, diese mit einer horizontal von der Seite her eingeführten Sonde zu berühren, so gelingt dieser Versuch ohne Weiteres. Wir nehmen in jedem Augenblicke sehr deutlich war, ob sich der Sondenknopf in einer näheren oder ferneren Ebene befindet als die Stricknadel. Schliessen wir ein Auge, so fahren wir vorne oder hinten an der Stricknadel vorbei. Das räumliche Moment des Bewegungswillens, die stereopsychische Vorstufe der Muskelinnervation ist eine andere geworden. Die Entfernung in der Tiefenrichtung ist nunmehr blosse Vorstellung, nicht mehr sinnlich gestützt.

Da nun das Wesen der Bewegungsvorstellung darin besteht, dass die Aufmerksamkeit in zeitlich benachbarten Theilchen sich auf immer andere Raumpunkte richtet, so ist die Möglichkeit, eine bestimmte Willkürbewegung auszuführen, lediglich davon abhängig, ob ich in jedem Augenblicke der Bewegung eine sinnlich gestützte Vorstellung von dem Orte des zu bewegenden Körpertheiles habe. Denn nur eine solche sinnlich gestützte Raumvorstellung vermag, wie die Beispiele zeigen, Vorstufe einer ganz bestimmten Innervation zu werden.

D. h. Vorbedingung für jede Willkürbewegung ist, dass wir den Ort des zu bewegenden Körpertheiles sinnlich wahrnehmen.

Das ist nun unter physiologischen Verhältnissen immer der Fall. Wir können unseren Körper sehen und bei geschlossenen Augen auch fühlen, so dass wir mit grosser Sicherheit die Nasenspitze, den Ellenbogen, jedes beliebige Fingergelenk berühren können. Denn fortwährend finden an den Stellen unseres Körpers, die sich berühren, ferner durch den Druck der Kleidung, durch die Luftströmung, durch

kleine, unwillkürliche Bewegungen Reizungen der Tastnerven und der tiefen Sensibilität statt, und diese Sinnesempfindungen müssen ein räumliches Moment besitzen.

Nun ist es ohne Weiteres ersichtlich, dass wohl niemals bei einem Menschen alle Einzelheiten dieser stereopsychischen Erregung als deutliche Formvorstellung des Körpers im Bewusstsein vorhanden sind. Aber wie ich den unmittelbaren Antheil des räumlichen Momentes beim Sehen durch eine Anstrengung der Aufmerksamkeit in's Bewusstsein zu heben vermag, so kann ich auch jede beliebige Stelle meines Körpers durch einen Aufmerksamkeitsact in all ihren räumlichen Beziehungen zur klar bewussten Vorstellung werden lassen. Ich habe dann die eindeutig bestimmte, sinnlich gestützte Vorstellung des Ortes, wo sich der betreffende Körpertheil z. Z. befindet.

Wiederum bedeutet die Richtung der Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Körpertheil offenbar eine Veränderung des stereopsychischen Vorganges, der dieser Bewusstseinserscheinung zu Grunde liegt. Denn nunmehr erst ist dieser stereopsychische Vorgang geeignet, Vorstufe der Willkürbewegungen dieses Körpertheiles zu werden.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, diese theoretisch abgeleiteten Vorbedingungen der Willkürbewegungen an unseren klinischen Erfahrungen zu prüfen.

Wir kennen von den Rückenmarks- und Gehirnkrankheiten her die Erscheinung, dass die Kranken die Lage ihrer Glieder nicht mehr mit der nöthigen Genauigkeit wahrnehmen. Die Fähigkeit, bei geschlossenen Augen einen bestimmten Körpertheil zu berühren, z. B. die beiden Zeigefingerspitzen in Berührung zu bringen, hat dann mehr weniger gelitten, die Kranken verhalten sich ähnlich wie Gesunde beim Versuch, nach Schluss eines Auges von der Seite her mit der Sonde die Stricknadel zu treffen oder eine Nadel einzufädeln. Das räumliche Moment der Körperwahrnehmung hat die sinnliche Stütze zum Theil verloren. Gibt man diesem räumlichen Moment die nöthige sinnliche Stütze, welche zur Ausführung der Bewegung nöthig ist, lässt man den Kranken die Augen öffnen, so erfolgt die Bewegung mit viel grösserer Sicherheit.

In Fällen aber, wo die Sensibilität eines Gliedes ganz erloschen ist, pflegt bei Ausschluss des Sehvermögens die Fähigkeit zu Willkür-

bewegungen überhaupt zu erlöschen. G. B. Duchenne[1]) bringt hierfür eine Reihe von Beobachtungen bei: Er stellte fest, „dass gewisse Individuen, sobald man sie am Sehen verhindert, die Fähigkeit verlieren, ihre willkürlichen Bewegungen auszuführen. Wenn man ihnen dabei z. B. befiehlt, die Hand zu schliessen oder zu öffnen, den Vorderarm zu beugen oder zu strecken, mit einem Worte, bei jeder Bewegung, zu der man sie auffordert, verharren die Muskeln trotz aller ihrer Bemühungen in vollkommener Unthätigkeit.“ . . . All diese Bewegungen konnten sie unter Mitwirkung des Gesichtsinnes ausführen.

Wenn wir nun weiter erwägen, dass keineswegs ein gesetzmässiger Zusammenhang zwischen Gefühlsstörungen einerseits und Störungen der Willkürbewegungen andererseits besteht, derart etwa, dass man aus ersterer diese letztere vorausbestimmen könnte, so müssen wir die Bedeutung der Sensibilität für die Ausführung unserer Willkürbewegungen lediglich in dem Umstande sehen, dass sie uns mit einem gewissen nothwendigen Grade der Bestimmtheit eine räumliche Vorstellung von dem zu bewegenden Körpertheile gibt.

Irgend ein Object können wir nur in einer gewollten Richtung bewegen, wenn wir den Ort, an dem er sich befindet, mit hinreichender Genauigkeit kennen; das gilt von der auf dem Tische liegenden Schrotkugel ebenso wie von unseren Gliedmaassen. Dieser nothwendige Grad von Genauigkeit ist aber nur vorhanden, solange das räumliche Moment eine ausreichende sinnliche Stütze hat.

Welche Komponenten der Sensibilität hierfür von besonderer Bedeutung sind, ist z. Z. noch nicht sicher. Es scheint klinischen Erfahrungen zu Folge, als ob besonders die Elemente der tiefen Sensibilität, diejenigen Nervenapparate, für welche die Körperbewegungen einen Sinnesreiz abgeben, eine besondere Rolle spielen. Wenigstens glaubt O. Förster[2]), aus seinen Beobachtungen diesen Schluss ziehen zu müssen.

Ich bin der Ansicht, doch auch diese Frage zum grossen Theil erst durch psychologische Analyse der experimentellen Forschung zugänglich gemacht werden muss. In meinem Versuch einer psychophysiologischen Darstellung der Sinneswahrnehmungen[3]) habe ich die

1) Physiologie der Bewegungen S. 614. Cassel und Berlin 1885.

2) Untersuchungen über das Localisationsvermögen bei Sensibilitätsstörungen. Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurologie Bd. 9 S. 31 und 131.

3) S. Karger, Berlin 1902, Cap. 9.

Rolle, welche die verschiedenen beim Tasten in Betracht kommenden Sinnesqualitäten für das Zustandekommen der Raumvorstellung spielen, einer Untersuchung unterzogen, und gelangte zu der Anschauung, dass weder die in der Haut gelegenen Sinneselemente, welche die Berührungsempfindung vermitteln, noch die der tiefen Sensibilität, die bei Bewegungen gereizt werden, für sich allein das räumliche Moment erzeugen können. Erst das Zusammenwirken beider vermag uns die dreidimensionale Vorstellung eines Raumpunktes eindäutig zu geben. Der Hautsinn als solcher ordnet ähnlich wie der einäugige Sehact die Raumpunkte nur zweidimensional an, und erst in Verbindung mit der an sich ebenfalls rudimentären Raumcomponente der tiefen Sensibilität, entsteht ähnlich wie beim zweiäugigen Sehen die aus drei psychischen Elementen zusammengesetzte Raumvorstellung des Tastobjects [1]).

Allein die Frage, welche Sinneselemente der Raumvorstellung eines Körpertheiles diejenige sinnliche Stütze geben, welche zur Ausführung einer Willkürbewegung nothwendig ist, hat hier kein wesentliches Interesse. Die Hauptsache ist, dass diese Raumvorstellung in jedem Augenblicke der Bewegung mit der nöthigen Genauigkeit vorhanden ist. Für den stereopsychischen Process selbst, den wir als Ortsvorstellung erleben, ist es ja gleich, auf welche Weise er zu Stande kommt. So lange wir in den Raumvorstellungen Verschiedenheiten nicht feststellen können, liegt ihnen der gleiche Hirnprocess im stereopsychischen Felde zu Grunde, ob derselbe in allen seinen Einzelheiten eine mechanische Folge sinnlicher Erregungen in den pathopsychischen Nervensystemen ist oder ob er nur zum Theil durch Sinnesempfindungen gestützt ist.

Aber wie gesagt, die Selbstbeoachtung lehrt, dass der blossen, sinnlich nicht gestützten Vorstellung eines Punktes im Raume jene Bestimmtheit fehlt, die der in allen Einzelheiten sinnlich gestützten Raumcomponente eigen ist. Nur wenn ein Punkt meiner Hautoberfläche berührt wird, ist das räumliche Moment dieser Sinneswahrnehmung ein völlig eindeutiges. Nichts an ihm lässt meinem Vorstellungsvermögen Spielraum.

---

1) Eine Bestätigung dieser Auffassung gewähren die klinischen Beobachtungen bei corticaler Tastlähmung. Solche Kranke können die einzelnen Tastreize sehr wohl in Bezug auf rechts—links, oben—unten, kurz in zwei Dimensionen anordnen. Sie können Ziffern oder Buchstaben, die man ihnen in die erkrankte Hand schreibt, tadellos erkennen.

Sehe ich dagegen mit beiden Augen irgend ein Licht, so bleibt die Entfernung desselben von mir unbestimmt. Hierbei ist aber doch die Entfernungsvorstellung nicht völlig in mein Belieben gestellt; ich sehe, dass das Licht näher als dieses, entfernter als jenes Licht von mir sich befindet.

Beim einäugigen Sehen ist nur mehr bestimmt, ob das Object rechts, links, oben oder unten von anderen Gegenständen gelegen ist.

Bei der Wahrnehmung eines Tones ist lediglich der Intensitätsunterschied in der Erregung beider Gehörorgane für das räumliche Moment bestimmend. Da es nur eine einfach unendliche Mannigfaltigkeit solcher Intensitätsunterschiede gibt, kann nur eine einfach quantitative Veränderung des räumlichen Momentes der Gehörwahrnehmung vorhanden sein. Und in der That vermögen wir nur zu unterscheiden, so lange wir uns nicht bewegen, d. h. solange wir allein auf das Gehörorgan angewiesen sind, ob sich ein akustisches Object rechts oder links befindet, bezw. mehr rechts oder mehr links als ein anderes.

Aber ebenso wie wir beim einäugigen Sehact bemerkten, dass wir die Objecte nicht etwa in einem zweidimensonalen Raum wahrnehmen, ebenso bemerken wir, dass auch beim Hören die durch die Wahrnehmung des akustischen Objectes erzeugte Ortsvorstellung eine dreidimensionale ist.

Nur der Grad der Bestimmtheit in den drei Raumerstreckungen wechselt bei der durch die verschiedenen Sinneswahrnehmungen erzeugten Ortvorstellung. Sofern diese nicht sinnlich gestützt ist, ist sie mehr weniger von unserem Willen abhängig, und kann, ohne dass der Sinnesreiz sich ändert, wechseln. Wir können uns ganz nach Belieben in Fig. 2 *ab* oder *cd* als vordere Kante vorstellen. In irgend einem kleinsten Zeittheilchen aber können wir nur eine beider Vorstellungen haben. Wenn wir uns irgend einen Punkt im Raume denken, so wandert zwar dieser Punkt beständig, in jedem einzelnen Zeittheilchen aber ist er ein ganz bestimmter Punkt im Raum. Jede Raumvorstellung also besteht unbedingt aus drei psychischen Elementen, beruht also auf einer Geschwindigkeitsänderung der drei stereopsychischen Theilchemismen.

Rein theoretisch ist der Fall denkbar, dass ein Sinnesreiz einen, zwei oder alle drei Teilchemismen auf ganz bestimmte Geschwindigkeiten einstellt, dass er nur das Verhältniss der drei Geschwindig-

keiten oder zweier zu einander bestimmt oder auch ihre absolute Grösse. Je nachdem erhält, wie wir geschildert haben, das räumliche Moment der Vorstellung in mehr oder weniger Elementen seine sinnlich gestützte Bestimmtheit.

Ob aber ein einziger solcher Teilchemismus oder alle durch die Erregung in einem Sinnescentrum auf bestimmte Geschwindigkeiten festgelegt werden, in jedem Falle besteht in jedem Augenblick für jeden dieser Chemismen eine gewisse Geschwindigkeit, und diesen Vorgang müssen wir als dreidimensionale Vorstellung erleben. Ist z. B. bei der zweiäugigen Sehwahrnehmung eines Lichtpunktes das Verhältniss $x:y$ festgelegt, so bedeutet z eine Geschwindigkeit des dritten Chemismus, die nicht durch ausserhalb des stereopsychischen Feldes gelegene Bestimmungen geregelt ist. Der Werth von z ist abhängig von dem Zustande des stereopsychischen Feldes, indem es sich gerade unter allen herrschenden äusseren und inneren Einflüssen befindet, während der Werth des Verhältnisses $x:y$, solange der Sehreiz derselbe bleibt, von Veränderungen dieses Zustandes nicht beeinflusst wird. Ob wir beim einäugigen Sehen den Punkt A rechts oder links von B darüber oder darunter wahrnehmen, steht nicht in unserem Belieben. Zu einem Teil ist der stereopsychische Stoffwechsel — in diesem Falle — mechanisch bestimmt durch den äusseren Reiz, durch extrastereopsychische Kräfte. Zu einem anderen Theile aber ist es die mechanische Causalität der intrastereopsychischen Verhältnisse, welche die Stoffwechselgeschwindigkeiten bestimmt. Diesen Theil erleben wir als die von unserem Belieben oder Willen abhängige Vorstellung: Ob und wie weit Punkt B bei einäugiger Betrachtung vor oder hinter A gelegen ist.

Natürlich ist auch der Werth von z in jedem Augenblick durch die geschlossene Kette der mechanischen Causalität bestimmt. Die Veränderungen im stereopsychischen Felde sind dieser Causalität ebenso unterworfen wie alle materiellen Processe überhaupt. Aber nur ein Theil dieser steropsychischen Processe steht zu einer bestimmten Zeit in gesetzmässiger Abhängigkeit von den durch Sinnesreize erzeugten Vorgängen in anderen Neuronsystemen. Ein anderer Theil ist als die hiervon unabhängige Lebensthätigkeit des stereopsychischen Feldes zu betrachten, und dieser Theil wird von uns als willkürlich, als in unserem Belieben stehend, erlebt.

Die unabhängig von dem Zustande der extrastereopsychischen

Gehirntheile auf Grund intrastereopsychischer Causalität sich abspielenden Stoffwechseländerungen erleben wir als von unserem Willen abhängige Vorstellungen.

Der Wille ist das Erleben der mechanischen Causalität unseres Bewusstseinsorgans.

Alle nicht gewollten Vorstellungen entstehen und bestehen so lange und insofern, als der Stoffwechsel im stereopsychischen Felde bestimmt ist durch die Zustände in anderen Neuronsystemen.

Solange wir wachen, ist nun das stereopsychische Feld nie völlig unabhängig von den Vorgängen in den pathopsychischen Neuronsystemen. Wir können zwar uns durch einen Willensakt bis zu einem unglaublichen Grade gegen alle Sinneseindrücke abschliessen, indem wir uns in uns selbst versenken; stets aber bleibt von unserem Wollen unabhängig in uns vorhanden die Vorstellung des nach unserem Körper orientirten Raumes mit seinen drei Dimensionen, mit seinem Oben-Unten, Hinten-Vorn und Rechts-Links.

Diese Vorstellung ist durchaus nicht von unserer Willkür abhängig, sie ist der Bewusstseinswerth dafür, dass ständig von der Haut, den Gelenken und der Netzhaut aus Erregungen des stereopsychischen Feldes stattfinden [1]). Und das, was wir bisher als räumliches Moment der Wahrnehmung bezeichnet hatten, ist eigentlich nur dahin zu verstehen, dass ein bestimmter Theil dieser Gesammtvorstellung einen besonderen Bewusstseinswerth erhält, mit Aufmerksamkeit beachtet wird.

Es ist nicht zu bezweifeln, dass fortwährend, z. B. von dem kleinen Finger meiner Hand sensible Erregungen dem Hirne zufliessen. Aber für gewöhnlich achte ich nicht darauf. Die Aufmerksamkeit ist auf dieses Glied nicht gerichtet. In dem Augenblicke aber, wo ich meine Aufmerksamkeit auf dieses Glied lenke, wenn ich z. B. mit ihm einen Kreis beschreiben will, tritt sein Ort als Raumvorstellung klar in's Bewusstsein. Eine Veränderung des Sinnesreizes ist für diesen Act der Aufmerksamkeit ganz überflüssig. Ohne dass eine solche erfolgt, kann ich jeder Zeit — d. h. wenn ich will — auf irgend einen Körpertheil meine Aufmerksamkeit lenken.

---

1) Man beurtheile hier nach den tiefen Sinn, der in der Aufforderung liegt, man solle sich einmal selbst als nicht vorhanden vorstellen, um die „Realität" der objectiven Welt zu erkennen!

Offenbar ist dann das stereopsychische Feld für eine bestimmte Erregung im centralen Tastfelde zugänglicher geworden, der adäquate Reiz im Tastcentrum kann nunmehr auf die Stereone überfliessen.

Handelt es sich — psychologisch gesprochen — um einen Act freiwilliger Aufmerksamkeit auf eine bestimmte Stelle meines Körpers, so kann diese Veränderung der Stereone nur aus ihrer Eigenthätigkeit erklärt werden. Werde ich in die Fingerspitze mit einer Nadel gestochen, so tritt dieselbe Aufmerksamkeit ein, aber aus extrastereopsychischen Ursachen. Die Erregung in einem Sinnescentrum steigt dann in dem Maasse, dass der Leitungswiderstand zum stereopsychischen Felde gesprengt wird.

Der stereopsychische Vorgang, die Ortsvorstellung eines Körpertheiles, ist in beiden Fällen derselbe. Nur wird er das erste Mal durch intrastereopsychische, das andere Mal durch extrastereopsychische Ursachen erzeugt. Das erste Mal bin ich thätig, das zweite Mal leidend.

Nimmt also aus irgend welchen im stereopsychischen Felde gelegenen Ursachen der Leitungswiderstand desselben gegen ein Sinnescentrum ab, findet also eine Erniedrigung der stereopsychischen Reizschwelle statt, so erlebe ich das als gewollte Vorstellung eines Körpertheiles.

Findet von einem Sinnescentrum aus aus irgend welchen anderen Ursachen, z. B. durch Anwachsen der Sinnesenergie, ein Uebergreifen der Erregung auf das stereopsychische Feld statt, so ist die Vorstellung, als welche ich den stereopsychischen Process erlebe, eine von meinem Willen unabhängige.

Ein je grösserer Teil der stereopsychischen Kraft von den pathopsychischen Erregungen festgelegt wird, ein desto geringeres Maass stereopsychischer Thätigkeit bleibt für die willkürlichen Vorstellungen frei.

Die Bewusstseinseigenheit, die wir als Aufmerksamkeit auf eine bestimmte Stelle unseres Körpers untersuchen, hängt also davon ab, dass ein in irgend einem Sinnescentrum vorhandener Erregungsvorgang zum Reiz für die Stereopsyche wird. Während für gewöhnlich, wenn ich durchaus nicht auf meinen Körper achte, alle sinnlichen Erregungen nur die allgemeine Raumvorstellung von Oben-Unten, Hinten-Vorn, Rechts-Links veranlassen, hebt sich aus dieser Resultantenvorstellung, aus allen von aussen auf die Stereo-

psyche einwirkenden Reizen, im Augenblick, wo ich die Aufmerksamkeit auf einen Theil meines Körpers lenke, ein bestimmter Theil deutlich heraus. Es ist das räumliche Moment der Wahrnehmung im eigentlichen Sinne des Wortes.

Da die pathopsychischen Neuronsysteme an verschiedenen umgrenzten Theilen der Grosshirnrinde liegen, da Grund zu der Annahme vorliegt, dass die Haut der Hand an einer anderen Stelle der Hirnrinde ihr Projectionsfeld hat als die des Fusses, so würde bei einem Wandern der Aufmerksamkeit über die Körperoberfläche hin auch eine wandernde Veränderung des stereopsychischen Feldes stattfinden müssen. Die Herabsetzung der Reizschwelle müsste in jedem Augenblicke gerade die Stereone betreffen, welche mit den die gerade beachtete Hautstelle vertretenden Sinneszellen articuliren.

Da aber unsere Kenntniss von der Projection der Körperoberfläche in der Hirnrinde noch an Sicherheit zu wünschen übrig lässt, scheint es zweckmässig, den der Aufmerksamkeit zu Grunde liegenden Process noch von einer anderen Seite her zu untersuchen.

Die Localisation der motorischen Centren der Hirnrinde ist bedeutend besser bekannt. Wenn ich meinen linken Arm, meinen Kopf oder meinen rechten Zeigefinger allein bewegen will, so kann kein Zweifel bestehen, dass zur Ausführung dieser Bewegungen verschieden localisirte motorische Rindenfoci innervirt werden müssen.

Will ich mit meinem linken kleinen Finger ein A schreiben und dann dieselbe Bewegung mit meiner Nasenspitze ausführen, so unterscheiden sich diese beiden Willenserscheinungen lediglich durch die verschiedene Oertlichkeit des Körpers, auf welche die Aufmerksamkeit gerichtet ist. Die Wegvorstellung ist in beiden Fällen die gleiche, nur die Lage des Weges im Raum, oder der zu bewegende Körpertheil ist verschieden.

Diese Verschiedenheit beider Bewusstseinsthatsachen äussert sich nun auch in einer localisatorischen Verschiedenheit der begleitenden Hirnvorgänge. Will ich den linken kleinen Finger bewegen, so fliesst die stereopsychische Erregung an einer anderen Stelle auf das motorische Neuronsystem über, als wenn ich die Nasenspitze bewegen will. Da ich diese Bewegungen ja will, d. h. da sie in meinem Belieben stehen, kann die Ursache der verschiedenen Abflussstellen stereopsychischer Energie nur in einer Veränderung des stereopsychischen Feldes selbst gesucht werden.

An einer bestimmten Stelle des stereopsychischen Feldes, die verschieden ist, je nach dem zu bewegenden Körpertheil, steigt die Spannung der nervösen Energie, bis sie den Leitungswiderstand der articulirenden motorischen Neurone überwindet.

Würde aus irgendwelchen Gründen die Reizschwelle im motorischen Neuronsystem der Hirnrinde an irgend einer Stelle so sinken, dass hier die stereopsychische Erregung überfliesst, so würden auch Bewegungen erfolgen, diese Bewegungen aber wären unwillkürliche, wie bei der Epilepsie oder manchen motorischen Erscheinungen bei der Hysterie und Geisteskrankheit[1]).

In gewissen motorischen Neuronsystemen liegt die Reizschwelle offenbar physiologischer Weise schon niedriger als in anderen. Schon das kleine Kind greift eher und häufiger mit der rechten Hand zu als mit der linken. Sehr deutlich ist diese Herabsetzung der Reizschwelle der motorischen Rindenzellen in Fällen von Chorea ausgesprochen. In der mehr erkrankten Hand erfolgen bei Willkürbewegungen der gesunderen stets Mitbewegungen, um so deutlicher, je mehr man von dem kranken Gliede die Aufmerksamkeit ablenkt.

Wir sind nunmehr im Stande, uns ein Bild von den Gehirnvorgängen zu machen, die wir als Willen zu einer bestimmten Willkürbewegung erleben. Intrastereopsychisch bedingte Vorgänge im stereopsychischen Feld, die wir als von unserem Willen abhängige Raumvorstellungen erleben, setzen an einem Theile des stereopsychischen Feldes, wo es an ein Sinnescentrum grenzt, die Reizschwelle herab, so dass die Erregung dieses Sinnescentrums ein wirksamer Reiz für die Stereone wird: Ich lenke meine Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Körpertheil. Zu gleicher Zeit aber steigt die Spannung der nervösen Energie an derjenigen Stelle des stereopsychischen Feldes, welches an die, die Bewegungen des beachteten Körpertheiles beherrschenden, motorischen Rindenzellen angrenzt.

Sind nunmehr in dem Zustande des stereopsychischen Feldes keine Gründe für eine Veränderung der intrastereopsychischen Energievertheilung vorhanden, so wollen wir den betreffenden Körpertheil nicht bewegen, und objectiv nachweisbar äussert sich diese Aufmerksamkeit in einer muskulären Feststellung des Gliedes. Der

1) Solche Bewegungen müssten dem Kranken wie durch eine fremde Gewalt entstanden erscheinen.

Muskeltonus steigt. Sind aber die Energieverhältnisse im stereopsychischen Felde so beschaffen, dass eine Veränderung eintreten muss in den zur Entladung vorbereiteten Stereonen, so tritt eine Willkürbewegung des beachteten Körpertheiles ein. Eine solche Beschaffenheit der stereopsychischen Energieverhältnisse hat als Bewusstseinswerth die Vorstellung des Weges, den der Körpertheil beschreiben soll.

Ist diese Wegvorstellung eine einfache Richtung, will ich den rechten Arm seitlich, nach vorn, oder in irgend einer der möglichen Zwischenrichtungen erheben, so ist in jedem Zeittheilchen das Geschwindigkeitsverhältniss der drei stereopsychischen Elementarchemismen in den die motorischen Zellen innervirenden Stereonen dasselbe $x:y:z$, und dem entsprechend sind auch während der Bewegung die im Schultergelenk wirksamen drei Bewegungskräfte dauernd im Verhältniss $x:y:z$ thätig.

Ist die Bewegung zu Ende, habe ich den Arm so hoch gehoben wie ich will, so ist die Gesammtgeschwindigkeit der drei stereopsychischen Elementarchemismen der neuen Lagevorstellung des Armes entsprechend eine andere, und zwar ist der Unterschied der Gesammtgeschwindigkeit am Anfang und Ende der Bewegung eine Function der absoluten Grösse der Wegvorstellung.

Würde ich z. B. allein mit dem Zeigefinger eine Kreisbewegung ausführen wollen, so würden die mit dem motorischen Focus des Zeigefingers artikulirenden Stereone, die „Actionsstereone" folgendes Verhalten zeigen: Sei das Verhältniss der drei stereopsychischen Elementarchemismen in ihnen am Anfange der Bewegung $x:y:z$, so würde das Verhalten $x:y$ alle möglichen Werthe durchlaufen, während sowohl die Summe $x+y$, wie das Verhältniss $(x+y):z$ constant bleibt.

Demgemäss würden die das Grundgelenk des Zeigefingers bewegenden zwei Kräfte der Spreizung und Beugung-Streckung in jedem Augenblick dieselbe Summe haben, ihr gegenseitiges Verhältniss aber würde nach einander alle möglichen Werthe durchlaufen.

Zur Ausführung einer dreidimensionalen Bewegung aber würden die drei stereopsychischen Elementarkräfte ihr gegenseitiges Verhältniss ändern müssen, und würden dementsprechend mindestens drei von einander unabhängige Bewegungsmechanismen in wechselnder Stärke in Thätigkeit versetzen.

Würden nun die Bewegungen unserer Glieder in jeder beliebigen Richtung den gleichen Wiederstand finden, würde dieselbe Kraftgrösse, welche meinen Zeigefinger im Grundgelenk um 20° beugt, ihn auch um 20° spreizen, so würden wir alle ohne Weiteres im Stande sein, jede Bewegungsvorstellung auch richtig auszuführen. In der That aber sind die Widerstände für unsere Bewegungen in den verschiedenenRichtungen sehr ungleich. Man denke, dass die Schwerkraft bald hemmend, bald fördernd wirken kann, dass nicht eine Gelenkfläche existirt, die im mathematischen Sinne ein Rotationskörper wäre, und man wird begreifen, dass ein ständig wechselndes Verhältnis der Beugung-Streckungs- und Spreizungskraft bei gleichbleibender Stärke der Gesammtinnervation den Zeigefinger nicht auf einem Kegelmantel bewegen kann. Keine unserer Bewegungen dürfte daher mit der uns geläufigen Genauigkeit ausgeführt werden, wenn mit der geschilderten stereopsychischen Veränderung der Hirnprocess bei der Willkürbewegung wirklich erschöpft wäre.

Wir würden unser Leben lang ataktisch sein, wie Neugeborene und kleine Kinder es sind.

Aber während der Bewegungen und durch sie finden Sinnesreize statt, die ein räumliches Moment haben. Schreibe ich bei geschlossenen Augen einen Kreis mit dem Zeigefinger in die Luft, so sind es wesentlich die Elemente der tiefen Sensibilität, die Gelenksnerven, welche gereizt werden. Das räumliche Moment dieser Empfindungen ist jedenfalls nicht in allen seinen Einzelheiten sinnlich gestützt, ein grosser Teil desselben ist meinem Belieben überlassen, und in meinen Belieben liegt in diesem Falle die Kreisvorstellung. Ich empfinde keinen Widerspruch zwischen dem räumlichen Moment des Bewegungswillens und dem der Bewegungswahrnehmung.

Zeichne ich aber den Kreis bei geschlossenen Augen mit der Zeigefingerspitze in die Hohlhand, so bemerke ich unter Umständen, dass die Bewegung nicht ganz richtig ist. Das räumliche Moment der Bewegungswahrnehmung ist viel vollkommener sinnlich gestützt, d. h. von meinem Willen weniger abhängig als im ersten Falle, und weicht in etwas von dem des Bewegungswillens ab.

Diese Abweichung wird um so deutlicher, je vollkommener die sinnliche Stütze des räumlichen Momentes der Bewegungswahrnehmung wird, also beim Sehen des durchlaufenen Weges, und erreicht die grösste Deutlichkeit, wenn alle Theile dieser Wegwahr-

nehmung gleichzeitig sinnlich gestützt werden, wenn ich z. B. den Kreis mit Kreide an die Tafel zeichne.

In jedem Falle findet also durch die willkürliche Bewegung von den Sinnescentren her eine stereopsychische Erregung statt, die uns als räumliches Moment der Bewegungswahrnehmung bewusst wird. Ist dieses räumliche Moment der Bewegungswahrnehmung nicht merkbar verschieden von dem des Bewegungswillens, so war die Bewegung „zweckmässig“, wir fühlen uns befriedigt.

Weichen beide Wegvorstellungen merklich von einander ab, so erleben wir ein Gefühl der Unlust.

Nach unseren Ausführungen ist die Vorstellung des Kreises in unserem Beispiel eine willkürliche, d. h. sie ist der Bewusstseinsausdruck für einen materiellen Vorgang, der sein Dasein lediglich intrastereopsychischen Kräften verdankt. Jede andere Vorstellung, sofern sie auf extrastereopsychische Erregungen zurückgeht, also z. B. durch Sinnesreize erzeugt wird, ist also ein Hemmniss des nach intrastereopsychischen Gesetzen ablaufenden Geschehens.

Ist die Energie des intrastereopsychischen Vorganges eine grosse d. h. halte ich mit grosser Willenskraft die Wegvorstellung fest, so vermag das räumliche Moment der Bewegungswahrnehmung diese nicht zu verdrängen, aber die Unvereinbarkeit der beiden räumlichen Vorstellungen wirkt unangenehm. Dem augenblicklichen Zustande der Stereopsyche gemäss ist nur der der gewollten Vorstellung entsprechende Vorgang, und die ungewollte der Bewegungswahrnehmung bedeutet nur die Nothwendigkeit eines grösseren intrastereopsychischen Kraftaufwandes.

Wozu wird diese grössere stereopsychische Kraftleistung verwandt, wie verräth sie sich im Bewusstsein? Auf das unangenehme Gefühl, von dem die Wahrnehmung einer fehlerhaften Bewegung begleitet ist, habe ich schon hingewiesen, so dass wir berechtigt sind, dieses Unlustgefühl als das Erlebniss extrastereopsychischer Einflüsse zu bezeichnen, welche den freien Ablauf der intrastereopsychischen Vorgänge entgegen wirken, oder als Reizwirkungen, die dem jeweiligen Zustande der Stereopsyche schädlich sind, insofern sie einen nicht ökonomischen Mehrverbrauch von stereopsychischen Kräften erzeugen, oder die Lebensenergie unseres Bewusstseinsorganes schädigen.

Besteht aber der feste Wille, die Wegvorstellung genau aus-

zuführen, so zeigt sich bei jeder Wiederholung der Bewegung eine Verminderung der Fehler, bis schliesslich die Bewegungswahrnehmung in ihrer Raumcomponente identisch geworden ist mit der des Bewegungswillens. Wir schliessen daraus, dass jede Wahrnehmung eines Fehlers in der Ausführung der Bewegung, den motorischen Apparat, zunächst das motorische Neuronsystem der Hirnrinde, in gewisser Weise verändern muss, und diese Veränderung besteht eben darin, dass allmählich nur die Nervenbahnen beschritten werden, nur die Muskeln sich zusammenziehen, welche, indem sie durch die Bewegung die Sinnesorgane reizen, im stereopsychischen Felde den auf Grund der in ihm wirkenden Kräfte vorhandenen Zustand nicht stören, sondern fördern. Diese allmähliche Veränderung des corticalen und subcorticalen motorischen Apparates bis hinab zu den Muskeln und Knochen ist die weitere Wirkung des Mehraufwandes stereopsychischer Energie bei Wahrnehmung fehlerhafter, d. i. ungewollter, Bewegungen: „Es ist der Geist, der sich den Körper baut.“

Der individuelle Wille hat seine Grenzen in dem beschränkten Kraftmaasse des Individuums, der phyletische ist grenzenlos wie die Zeit in seiner Macht.

Es ist ein verhältnissmässig beschränktes Gebiet geistiger Thätigkeit, dass ich in den vorliegenden Blättern der Analyse unter zogen habe. Soweit sich diese Analyse auf Bewusstseinserscheinungen bezieht, glaube ich mich von nicht erweisbaren Theorien frei gehalten zu haben, es handelt sich um einfache Beschreibungen von Thatsachen. Soweit ich versuchte, diesen Bewusstseinserscheinungen eine materielle, in die Kette der mechanischen Causalität eingeschaltete Grundlage zu geben, ist alles hypothetisch. Aber diese Hypothese ist so lange brauchbar, als sie mit den Thatsachen im Einklange steht, und sie erscheint mir nothwendig, weil wir an der Hand einer solchen Hypothese die Gesetzmässigkeit unserer Bewusstseinserscheinungen verstehen und prüfen können. Nur die mechanische Causalität macht uns verständlich, warum A sein muss, wenn B. ist.

Nochmals möchte ich die Hauptgedanken, die im Vorstehenden entwickelt wurden, zusammenfassen:

Das stereopsychische Feld besitzt einen aus drei Theilchemismen bestehenden Stoffwechsel. Alle Veränderungen, welche dieser Stoffwechsel erleiden kann, bestehen in einer Geschwindigkeitsänderung eines, zweier oder aller drei Chemismen, die entweder alle Stereone oder nur einen Theil derselben betreffen.

Nie, so lange wir wachen, ist die Thätigkeit der Stereopsyche vollkommen unabhängig von extrastereopsychischen Kräften, von den in den Sinnescentren stattfindenden Erregungen. Diese Erregungen geben uns das Bewusstsein des nach unserem Körper orientirten Raumes, und kein Sinnesreiz vermag etwas anderes als irgend einen Theil dieses Raumes in das Blickfeld der Aufmerksamkeit zu heben.

Diese Aufmerksamkeit auf eine bestimmte Stelle im Raum ist das Anzeichen für eine bestimmte Localisation der stereopsychischen Veränderung. Erfolgt diese besondere Localisation auf Grund intrastereopsychischer Kräfte, so erscheint sie freiwillig, erfolgt sie durch Sinnesreize, so erscheint sie von unserem Willen unabhängig.

Jedes räumliche Moment einer Sinneswahrnehmung bedeutet also, durch welches Sinnesorgan es immer erzeugt sei, an bestimmter Stelle des stereopsychischen Feldes eine bestimmte Veränderung in der Geschwindigkeit des Stoffwechsels gegen die Ausgangsgeschwindigkeit, welche wir als Vorstellung des nach unserem Körper orientirten Raumes erleben, der das Maass für alle übrigen Raumvorstellungen abgibt. Verändert sich der gesammte stereopsychische Stoffwechsel in allen seinen Theilen, nimmt z. B. die Gesammtgeschwindigkeit des Stoffwechsels in allen Theilen zu unter Wahrung des Verhälthältnisses $x : y : z$, so nehmen wir eine Bewegung unseres ganzen Körpers in einer Richtung wahr, eine Empfindung, die ebensowohl von dem Gesichtssinn wie vom Ohrlabyrinth, wie auch von fast allen übrigen Sinnesorganen erzeugt werden kann.

Jede Wahrnehmung der Bewegung eines Körperabschnittes bedeutet eine besondere auf einen beschränkten Theil des stereopsychischen Feldes begrenzte Veränderung. Aber diese Veränderung beruht auf der Beschleunigung derselben Chemismen, ob sie hier oder dort stattfindet, auf einer Wirkung derselben Kräfte in unserem Bewusstseinsorgan.

Ein Theil der stereopsychischen Vorgänge ist aber stets unabhängig von den extrastereopsychischen Vorgängen im Centralnervensystem. Diese Vorgänge haben in unserem Bewusstsein keine Beziehungen zu dem nach unserem Körper orientirten Raum und sind nicht mehr räumliche Vorstellungen sondern Formbegriffe.

Der Begriff des Kreises, der Geraden bleibt von jeder Localisation unabhängig, ebenso von jeder absoluten Grössenvorstellung. Der Kreis kann überall im Raume sein, aber sobald er irgend an einer

bestimmten Stelle ist, ist er nicht mehr Kreisbegriff, sondern Vorstellung; der vorher diffuse stereopsychische Process hat sich an bestimmter Stelle des stereopsychischen Feldes verdichtet.

Ob aber die Veränderungen des stereopsychischen Feldes aus inneren oder äusseren Ursachen erfolgen, immer können sie im Bewusstsein nur als eine der möglichen Combinationen aus 3 Elementen, als Raum, Fläche oder Linie erscheinen, als Richtungscomplexe 1, 2 oder 3 dimensionaler Natur.

Reagiren die Fische auf Töne?

Von

J. Zenneck.

(Mit 6 Textfiguren.)

Zweck der im Folgenden beschriebenen Versuche war, festzustellen, ob Fische auf Tonschwingungen reagiren. Unter „Tonschwingungen“ sollen solche elastischen Wasserschwingungen verstanden werden, deren Schwingungszahl und Dämpfung in demjenigen Gebiet liegt, innerhalb dessen Luftschwingungen vom menschlichen Ohr als Töne percipirt werden.

1. Frühere Versuche.

Versuche, welche denselben oder ähnliche Zwecke verfolgten, liegen vor[1]).

Zur Beantwortung der Frage tragen aber die negativen Resultate aller derjenigen Versuche, bei denen kein Theil des tongebenden Körpers im Wasser sich befand, kaum etwas bei. Es ist bekannt, dass Tonwellen, die in Luft erzeugt werden, nur mit minimaler Intensität in Wasser eindringen[2]).

1) Zusammenstellung der Literatur bei Th. Beer, Vergleichende physiologische Studien zur Statocystenfunction. I. Dieses Archiv Bd. 73 S. 40 f. 1898. Zusammenfassung der Ergebnisse bei Th. Beer, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über das Hören der Thiere. Wiener klinische Wochenschrift 1896 S. 866 ff. — Vgl. auch A. Lang, „Ob die Wasserthiere hören?“ Mittheil. der naturw. Gesellsch. Winterthur Heft 4. 1903.

2) Darauf hat gelegentlich solcher Versuche schon Th. Beer (dieses Archiv Bd. 73 S. 16), aufmerksam gemacht. Die Formeln, aus denen die Intensitätsänderungen ebener Tonwellen bei dem Uebergange von Luft in Wasser für die verschiedenen Einfallswinkel zu entnehmen sind, finden sich bei Lord Rayleigh Theory of Sound vol. 2 p. 19 ff. 1856. Um welche Grössenordnung es sich dabei handelt, geht aus Folgendem hervor. Die in Nr. 2 beschriebene Glocke konnte auf folgende Entfernungen eben noch gehört werden:

(1) Glocke in Luft, Beobachter in Luft, Entfernung ca. 150 m.

Die wenigen Versuche, die nach Abzug der genannten noch übrig bleiben[1]), hatten ein negatives Resultat: es konnte nie eine Reaction von Fischen auf Töne beobachtet werden[2]).

Dass die Fische bei diesen Versuchen sich in Gefangenschaft befanden und höchst wahrscheinlich schon lange vorher befunden hatten — es waren Goldfische —, dass ferner die Fische bei den Versuchen in relativ kleinen Gefässen untergebracht waren, würde zu Bedenken keinen Anlass geben, wenn das Ergebniss der Versuche ein positives gewesen wäre. Das negative Resultat aber lässt die Frage offen, ob nicht günstigere Versuchsbedingungen doch eine Reaction der Fische geliefert hätten. Man kann daran denken, dass die Erregbarkeit der Thiere durch die anomalen Verhältnisse, unter denen sie sich befanden, abgestumpft war[3]). Ob der Einfluss dieser anomalen Bedingungen durch Behandlung der Thiere mit Strychnin compensirt werden kann[4]), ist nicht über jeden Zweifel erhaben. Die Verwendung von relativ kleinen Behältern für die Fische kann zur Folge gehabt haben, dass die Fische wegen der vielfachen Reflexion der Tonwellen an den Gefässwänden nicht unterscheiden konnten, aus welcher Richtung die Töne kommen[5]). Es

---

(2) Glocke in Wasser, Beobachter in Wasser, Entfernung ca. 50 m.

(3) Glocke in Luft, Beobachter in Wasser, Entfernung ca. 8 m (!).

Bei Versuch 2 war die Glocke in der in Nr. 2 angegebenen Weise befestigt, bei Versuch 3 war sie unmittelbar über der Wasseroberfläche angebracht. Bei den Versuchen (2) u. (3) war ich untergetaucht: Kopf etwa 1 m unter der Wasseroberfläche.

1) Soweit mir bekannt, nur ein Theil der Versuche von A. Kreidl, „Ueber die Perception der Schallwellen bei den Fischen". Dieses Archiv Bd. 61 S. 450—464. 1895.

2) Dass die Fische auf ein Glockensignal zur Fütterung kommen sollten, ist oft genug behauptet worden. Da, wo es untersucht wurde, hat es sich als Irrthum herausgestellt; vgl. A. Kreidl, „Ein weiterer Versuch über das angebliche Hören eines Glockenzeichens durch die Fische". Dieses Archiv Bd. 63 S. 581—586. 1896.

3) Vgl. die Bemerkung Nr. 5 b.

4) A. Kreidl (dieses Archiv Bd. 61 S. 458 f.) hat es versucht, um die Erregbarkeit der Thiere zu steigern. Er konnte aber auch dann keine Reaction der Fische auf Töne erhalten.

5) Für den Menschen ist es selbst in einem grösseren Fluss fast unmöglich, zu unterscheiden, aus welcher Richtung Töne kommen, wenn die Tonquelle nur einigermaassen weit entfernt ist. Der Grund dafür ist aber wohl in der grösseren Wellenlänge der Töne (ca. vier Mal grösser als in Luft) zu suchen.

ist zum Mindesten denkbar, dass aus Mangel einer Orientirung eine Reaction der Fische unterblieben ist, zumal die Töne nur geringe Intensität gehabt zu haben scheinen.

Mögen diese Bedenken zutreffen oder nicht, jedenfalls schien mir die Frage nicht erledigt, ehe die Versuche an freilebenden Thieren, in genügend grossen Wasserbecken und mit Tonquellen grösserer Intensität wiederholt worden sind.



Fig. 1.

2. Die Tonquelle.

a) Für meine Versuche benutzte ich zur Erzeugung der Töne eine grössere Glocke [1]), in deren Innenraum sich ein elektromagnetisch betriebbarer Klöppel befand (Fig. 1) [2]). Dieselbe war an einem Brett oder Balken, der 2—3 m über den Uferrand hinausragte, mittelst einer Schnur aufgehängt (vergl. den schematischen Querschnitt Fig. 2). Die Glocke, deren Oeffnung nach oben zeigte, wurde so weit in's Wasser hinabgelassen, dass ihr Rand noch etwa 1 cm über dem Wasserspiegel vorstand.

b) Ein Mangel dieser Anordnung ist der folgende. Durch die periodischen Massenverschiebungen, welche der elektromagnetisch bewegte, hin und her schwingende Klöppel verursacht, geräth der ganze Apparat — Glocke mit Klöppel und Elektromagneten, Auf-

1) Höhe der Glocke = 14 cm; Durchmesser der Oeffnung = 17 cm.

2) Sog. „Badenia-Läutewerk“ der Firma Siedle & Söhne in Furtwangen.

hängevorrichtung — ebenfalls in Schwingungen. Die Schwingungszahl dieser Schwingungen ist gleich derjenigen des Klöppels: 2 bis 3 pro Secunde. Von den „Tonschwingungen" im Sinne der Anfangs gegebenen Definition sind diese langsamen Schwingungen also scharf zu trennen. Sie sollen im Folgenden als „mechanische Schwingungen" bezeichnet werden.

c) Um zu verhindern, dass diese mechanischen Schwingungen sich mit merklicher Intensität dem Wasser mittheilen, wurde die ganze Glocke mit einem Blecheimer aus ca. 2 mm starkem Eisen-

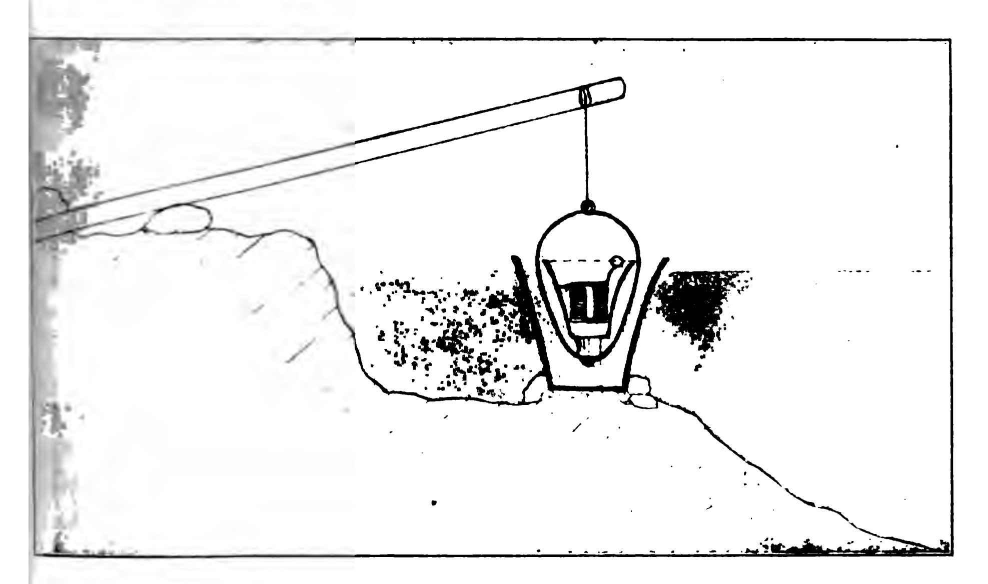


Fig. 2.

blech umgeben. Derselbe war mit Wasser soweit gefüllt, dass in ihm das Wasser eben so hoch stand wie ausserhalb. Er war, ohne in fester Verbindung mit der Glocke zu stehen, auf dem Grund des Flusses mit Hülfe untergelegter Steine und Sand solid aufgestellt.

Dass der Eimer seinen Zweck, einerseits die Verbreitung der mechanischen Schwingungen möglichst zu verhindern, andererseits die Tonschwingungen möglichst ungeschwächt passiren zu lassen, erfüllte[1], zeigten Vorversuche:

---

1) Der Eimer verhinderte ausserdem, dass irgend ein Theil des hin- und herschwingenden Klöppels vom Wasser aus gesehen werden konnte.

1. Die mechanischen Schwingungen des Apparats erzeugten ohne Vorhandensein des Eimers in der Umgebung der Glocke starke Wasserwellen. Wurde der Eimer an seinen Platz gebracht, so war von solchen Wasserwellen ausserhalb des Eimers mit blossem Auge nichts mehr zu sehen. Die mechanischen Schwingungen konnten also höchstens mit minimaler Intensität durch den Eimer gedrungen sein.

2. Ich tauchte in derjenigen Entfernung, in welcher ich die Glocke ohne Eimer eben noch hören konnte — ca. 50 m — unter. Wurde nun die Glocke mit dem Eimer umgeben, so konnte trotzdem die Glocke noch ungefähr ebensogut gehört werden. Die Tonschwingungen konnten also beim Passiren des Eimers keine merkliche Schwächung erfahren haben.

3. Anordnung der Versuche.

Um eine möglichst sicher beobachtbare Reaction der Fische zu bekommen, machte ich Gebrauch von der folgenden Erfahrung, die wohl jedem, der sich mit Fischen beschäftigt hat, bekannt ist. An sonnigen Sommer- und Herbstmorgen haben Flussfische die Gewohnheit, in mehr oder weniger grossen Schaaren fast vollkommen regungslos in der Nähe der Wasseroberfläche zu stehen; dabei werden ganz bestimmte Stellen der Flüsse bevorzugt. Werden die Fische durch irgend etwas gestört, so stieben sie blitzschnell aus einander.

Eine solche Stelle befand sich in unmittelbarer Nähe einer in frühen Morgenstunden fast nicht begangenen Brücke[1]). Dorthin brachte ich den in Nr. 2 beschriebenen Apparat. Von den Elektromagneten der Glocke wurde über den Balken, an welchem dieselbe aufgehängt war, dem Flussufer entlang eine Leitung auf die Brücke geführt. In die Leitung waren zwei Bunsenelemente und ein Contact zum Schliessen des Stromkreises eingeschaltet.

Ich befand mich auf der Brücke so, dass ich eben über den Brückenrand wegsehen und die Fische sehr bequem beobachten konnte. Den Contact hatte ich in der Tasche; er ermöglichte ohne eine vom Wasser aus sichtbare Bewegung den Strom zu schliessen und die Glocke zum Tönen zu bringen.

---

1) Bei der Mühle Weidenhausen, O.-A. Crailsheim (Württemberg).

4. Beobachtungen.

a) Die meisten Versuche wurden gemacht zu Zeiten, in denen die Fische, wie in Nr. 3 beschrieben, anfänglich vollkommen ruhig standen. Sobald die Glocke tönte, schwammen diejenigen Fische, die sich vorher nahe bei der Glocke (bis etwa 3 m Entfernung) befunden hatten, blitzschnell von der Glocke weg und unter die Brücke hinunter. Fische, die anfänglich weiter entfernt von der Glocke gewesen waren (etwa 3—8 m), wurden beim Tönen der Glocke unruhig und schwammen mehr oder weniger rasch unter die Brücke. Fische in grösserer Entfernung von der Glocke als etwa 8 m reagirten meistens nicht.

b) Auch zu Zeiten, in denen die Fische sich nicht ruhig verhielten, sondern langsam herumschwammen, habe ich einige Versuche gemacht. Das Ergebniss war ein ganz ähnliches. Insbesondere änderten alle Fische, welche sich in ziemlicher Nähe der Glocke (bis ca. 3 m) befanden, sofort die Richtung, wenn die Glocke ertönte, und zwar stets derart, dass sie rasch von der Glocke wegkamen, gleichgültig, wie die Schwimmrichtung vorher gewesen war.

5. Vorsichtsmaassregeln.

a) Es ist unbedingt nothwendig, möglichst lange, ehe man die Versuche beginnt, den Apparat oder wenigstens den Eimer mit Aufhängevorrichtung an seinen Platz zu bringen. Die Fische meiden zuerst die Stelle, an welcher der Apparat sich befindet, und gewöhnen sich nur sehr langsam wieder an denselben. Günstig ist Verblenden des Eimers mit Wasserpflanzen.

b) Man darf die Versuche wie alle ähnlichen an demselben Tage nicht zu oft hinter einander wiederholen. Die Reaction der Fische erfolgt schon, nachdem man wenige Male hinter einander geklingelt hat, weniger prompt und kann schliesslich fast ganz aufhören.

6. Möglicher Einfluss der mechanischen Schwingungen.

Für die Frage, wie die in Nr. 4 mitgetheilten Beobachtungen aufzufassen sind, kommt es vor Allem darauf an, ob nicht trotz der Vorsichtsmaassregeln nach dieser Richtung (Nr. 2 c) die „mechanischen Schwingungen“ bei der Reaction der Fische eine Rolle gespielt haben.

Es wurde desshalb folgender Controlversuch gemacht.

An der Stelle, an welcher der Klöppel die Glocke trifft, wurde dieselbe mit einem Lederlappen belegt. Die Töne der Glocke werden dann so gut wie unhörbar: die Tonschwingungen sind also fast vollkommmen eliminirt. Die mechanischen Schwingungen des Apparats bleiben aber merklich ungeändert, da Amplitude und Schwingungszahl des Klöppels keine merkliche Aenderung erfährt. **Der Apparat macht also jetzt in erster Annäherung dieselben mechanischen Schwingungen wie vorher, aber keine Tonschwingungen.**

Der Erfolg war, dass die Fische, wenn man den Apparat in Function treten liess, im Allgemeinen überhaupt nicht mehr reagirten. Nur solche, welche sich in unmittelbarer Nähe der Glocke befanden (ca $^1/_2$ m und weniger), wurden unruhig, schwammen aber nur zum Theil von der Glocke weg, manchmal auch auf dieselbe zu. Sobald der Lederlappen entfernt war, änderte sich das Bild in der oben (Nr. 4) angegebenen Weise.

Da also die Fische auf die mechanischen Schwingungen allein nicht reagiren, so können diese bei den Versuchen in Nr. 4 nicht die Ursache der Reaction gewesen sein.

7. Möglicher Einfluss der „Stossschwingungen".

Herr Professor Ewald hatte die Freundlichkeit, mich gelegentlich eines Vortrages im medicinisch-naturwissenschaftlichen Verein hier auf folgendes Bedenken aufmerksam zu machen:

Wenn man eine Stimmgabel anschlägt, so erhält man anfänglich statt der einfachen Sinusschwingungen, welche dem Tone der Stimmgabel entsprechen, einige stark gedämpfte, nicht sinusförmige Schwingungen grösserer Amplitude, die allmählich in die einfachen Sinusschwingungen übergehen. Da es wahrscheinlich ist, dass Aehnliches auch bei der durch einen Klöppel angeschlagenen Glocke eintritt, so ist es denkbar, dass für die Reaction der Fische diese Anfangsschwingungen grosser Amplitude und nicht die folgenden Sinusschwingungen verantwortlich zu machen sind. Ob diese Anfangsschwingungen aber als Tonschwingungen in dem anfangs definirten Sinne aufgefasst werden dürfen, kann wegen ihrer starken Dämpfung fraglich erscheinen.

a) Darüber, ob dieser Einwand berechtigt ist, können nur Versuche entscheiden. Da es mir nicht gelungen ist, von der in Nr. 2 beschriebenen Glocke selbst genügend deutliche Schwingungscurven zu erhalten, so war ich auf Stimmgabeln angewiesen. Man darf aber wohl nach Allem, was man über Glockenschwingungen weiss, annehmen, dass die Verhältnisse bei der Glocke wenigstens qualitativ damit übereinstimmen.

b) Da die Fische auf die ungedämpfte Glocke reagirten (Nr 4), auf die gedämpfte nicht (Nr. 6), so ist die zu untersuchende Frage:

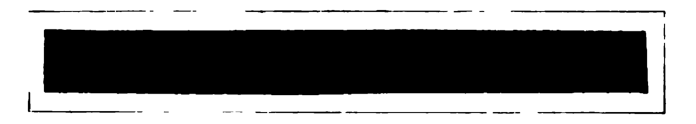


Fig. 3.

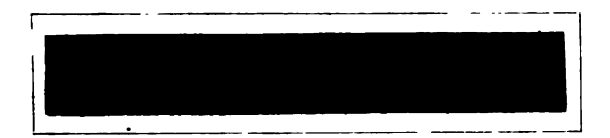


Fig. 4.

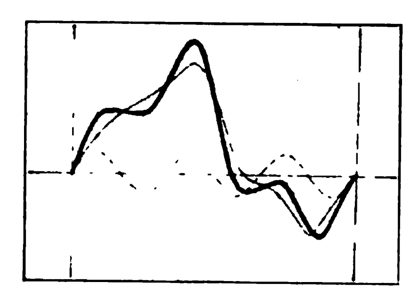


Fig. 5.

Sind jene Anfangsschwingungen bei der ungedämpften Stimmgabel qualitativ verschieden von denjenigen bei der gedämpften?[1])

Die Curve Fig. 3 stellt die Anfangsschwingungen einer ungedämpften Stimmgabel dar, wenn dieselbe mit einem kleinen

1) Soll die gedämpfte Stimmgabel ein Analogon zu der gedämpften Glocke (Nr. 6) bilden, so muss die Dämpfung der Stimmgabel so beschaffen sein, dass sie

Metallhammer angeschlagen wurde. In Fig. 4 sind die Anfangsschwingungen derselben Stimmgabel wiedergegeben, wenn sie in genau derselben Weise angeschlagen wurde, aber durch angedrücktes Leder gedämpft war. Die Schwingungen in Fig. 4 sollen im Folgenden als „Stossschwingungen" bezeichnet werden. Das Verhältniss der Curven von Fig. 3 und 4 ist ohne Weiteres ersichtlich. Man braucht zu der Curve der gedämpften Stimmgabel (Fig. 4) nur eine einfache Sinusschwingung zu superponiren, um die Curve der ungedämpften Stimmgabel (Fig. 3) zu erhalten. In Fig. 5 ist die Construction für die

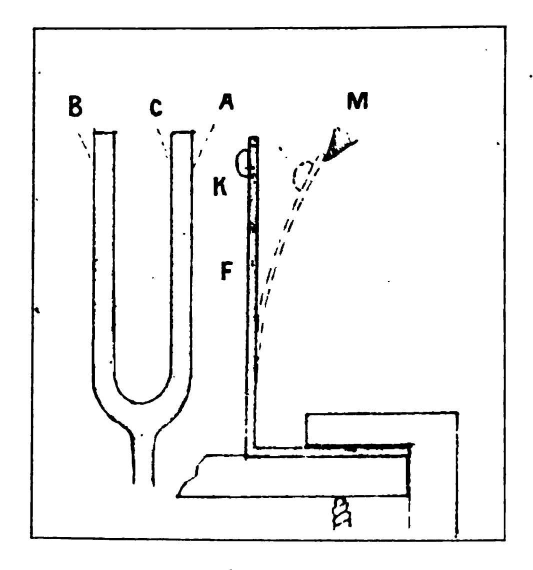


Fig. 6.

zweite Halbperiode der Curve von Fig. 3 durchgeführt: die stark ausgezogene Curve, die man durch Superposition der dünn ausgezogenen Curve (= Fig. 4) und der gestrichelten Sinuscurve erhält, stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der zweiten Halbperiode der Curve von Fig. 3 überein. Dasselbe gilt für alle anderen Perioden.

Das Ergebniss ist also: die Stossschwingungen sind bei der gedämpften Stimmgabel dieselben wie bei der ungedämpften;

die Tonschwingungen der Stimmgabel ganz oder wenigstens zum grössten Theil eliminirt. Das wird durch einfaches Belegen der Stimmgabel mit Leder nicht erreicht, wohl aber durch Andrücken eines Lederbauschs gegen einen der Stimmgabelzinken.

der einzige[1]) Unterschied ist der, dass bei der ungedämpften Stimmgabel zu den Stossschwingungen noch die Tonschwingungen hinzukommen.

e) Das gilt nicht nur bezüglich der Curvenform, sondern auch bezüglich der Amplitude.

Um dies festzustellen, musste dafür gesorgt werden, dass der Anschlag der Stimmgabel stets mit genau derselben Kraft erfolgte. Um dies zu erreichen, wurde ein kleiner Klöppel aus Eisen (Fig. 6, *K*) an einer Stahlfeder *F* befestigt. Die Feder wurde dann bis zu einer bestimmten Marke *M* zurückgezogen; wurde sie losgelassen, so musste der Klöppel stets mit derselben Kraft die Stimmgabel treffen.

Ich erhielt bei den Versuchen folgende Amplituden:

Stimmgabel nicht mit Leder belegt, ungedämpft, Amplitude 1,25 mm,
Stimmgabel bei *A* mit Leder belegt, ungedämpft, Amplitude 1,36 mm,
Stimmgabel bei *A* mit Leder belegt, Leder bei *B* leicht angedrückt, Amplitude 1,30 mm,
Stimmgabel bei *A* mit Leder belegt, Leder bei *B* stark angedrückt, Amplitude 1,35 mm,
Stimmgabel bei *A* mit Leder belegt, Leder bei *C* leicht angedrückt, Amplitude 1,20 mm,
Stimmgabel bei *A* mit Leder belegt, Leder bei *C* stark angedrückt, Amplitude 1,30 mm.

Es sind das die Zahlen, welche sechs aufeinanderfolgende Versuche der angegebenen Art lieferten. Wiederholt man denselben Versuch mehrere Male, so findet man Zahlen, die ungefähr ebensoweit von einander abweichen wie die angegebenen.

Das heisst: die Amplitude der Stossschwingungen ist bei der mit Leder gedämpften Stimmgabel merklich dieselbe wie bei der ungedämpften[2]).

---

1) Abgesehen davon, dass die Dämpfung der Stossschwingungen bei der gedämpften Stimmgabel etwas, aber nur sehr wenig grösser ist als bei der ungedämpften.

2) Das ist auf Grund einer einfachen physikalischen Ueberlegung leicht einzusehen. — Dass man das Leder so dünn nehmen und bei *C* so fest andrücken kann, dass die Stimmgabelzinke überhaupt keine Schwingungen mehr auszuführen im Stande ist, ist selbstverständlich. Der Versuch verliert dann aber jede Beziehung zu demjenigen von Nr. 6, wo die Glocke durch Belegen mit Leder nur eben so weit gedämpft war, dass die Tonschwingungen fast unhörbar wurden.

d) Darf man also annehmen, dass die Verhältnisse bei der Glocke qualitativ ebenso liegen, so würde aus dem Gesagten folgen: Die Stossschwingungen waren bei der gedämpften und ungedämpften Glocke nach Amplitude und Form merklich dieselben. Bei der gedämpften Glocke sind aber die Stossschwingungen allein vorhanden, bei der ungedämpften Stossschwingungen und Tonschwingungen. Dass die Fische im ersteren Falle nicht reagirten, beweist, dass auch im letzteren Falle die Stossschwingungen die Ursache der Reaction nicht gewesen sind.

8. Ergebniss.

Da nach Nr. 6 und 7 weder die mechanischen Schwingungen des Apparates noch die Stossschwingungen verantwortlich für die Reaction der Fische gemacht werden können, so muss als Ergebniss der Versuche betrachtet werden, dass Flussfische[1]) unter geeigneten Umständen eine Reaction auf die Tonschwingungen einer Glocke zeigen.

Da die Fische eine Schnecke nicht besitzen, so ist die Frage, welches Organ für diese Reaction in Betracht kommt, von besonderem Interesse. Diese Frage zu untersuchen, war nicht meine Absicht. Es kam mir lediglich darauf an, die Vorfrage, ob eine Reaction überhaupt vorhanden ist, zu erledigen.

---

1) Die für diese Versuche zur Verfügung stehenden Fische waren: Leuciscus rutilus, — dobula, Alburnus lucidus. Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten waren kaum zu bemerken. Vielleicht war die Reaction von Leuciscus dobula etwas träger, dafür aber die Orientirung (Wegschwimmen von der Glocke) um so bestimmter.

II. Beiträge zur Physiologie des Sehens.

Von

C. Baumann.

(Mit 5 Textfiguren.)

Inhalt: Verhalten ungleicher Augen. — Glanzerscheinung bei binocularer Betrachtung. — Wirkung des Roth auf Menschen und Thiere. — Ueber eine eigenartige Ermüdungserscheinung.

Die in Bd. 91 S. 353 u. f. mitgetheilten Versuche mit meinen ungleichen Augen habe ich noch fortgesetzt, um über die Thätigkeit des Gesichtssinnes weiteren Aufschluss zu erlangen. In einem der üblichen, mit runden Gläsern ausgestatteten Stereoskope betrachte ich eine photographische, stereoskopische Ansicht des Mondes. Bediene ich mich hierbei meiner im vorigen Aufsatze erwähnten Brille, so sehe ich beide Bilder gleichzeitig scharf, denn abweichende Eigenthümlichkeiten, welche nur je einem der beiden Bilder angehören, sehe ich in dem durch den Gesichtssinn hergestellten Sammelbilde scharf wiedergegeben. So sind z. B. in dem linksseitigen Bilde schwarze Fleckchen, von Plattenfehlern herrührend, enthalten, welche das rechtsseitige nicht enthält, und umgekehrt sind ebensolche, sowie ein 1 mm breiter, also verhältnissmässig grosser weisser Fleck nebst einem durch schwarze Tusche zugedeckten Flecke in dem rechtseitigen Bilde enthalten, welche im linksseitigen fehlen. Alle diese in den getrennten Bildern vorkommenden Sonderheiten sind, beim Betrachten mit der Brille, in dem durch den Gesichtssinn zusammengefügten Sammelbilde scharf wiedergegeben.

Bediene ich mich der Brille nicht, so muss ich die Stellung der Stereoskopgläser verändern, wenn ich für das weitsichtige (linke) Auge scharf stellen will. Die Einstellungsdifferenz beträgt ca. 21 mm. Nehmen wir an, es sei für das weitsichtige (linke) Auge eingestellt. Alsdann erblicke ich in dem Stereoskope ein Sammelbild, welches alle Sonderheiten des linken Bildes scharf zeigt; dagegen sind darin

die Sonderheiten des rechten Bildes unsichtbar, mit Ausnahme des erwähnten weissen Flecks; der weisse Fleck ist nicht ganz unterdrückt, weil er von dunklen Stellen begrenzt wird, erscheint im Sammelbilde aber unscharf begrenzt, ausserdem nicht genau an der Stelle, wo er sich befindet, sondern örtlich verschoben, zudem schwankend und zeitweise aussetzend. Um mich zu überzeugen, ob und wie in dem Sammelbilde die Wahrnehmungen des jetzt unscharf sehenden rechten Auges mit zur Geltung kommen, lege ich auf das linke Bild ein Stückchen schwarzen Papiers so, dass helle Bildpartien des linkseitigen Bildes dadurch verdeckt werden. Das linke Auge kann von den verdeckten Bildtheilen also keine Wahrnehmung machen; trotzdem erblicke ich in dem Sammelbilde auf dem schwarzen Papiere die entsprechende Zeichnung des rechtsseitigen Bildes, aber in der Schärfe, wie das rechte Auge die um 21 mm vom Schärfepunkte verschobene Zeichnung wahrnimmt. Allerdings ist das auf dem schwarzen Papierchen sichtbare Bild schwankend in seiner Stärke und zeitweilig auch gar nicht sichtbar.

Nunmehr verkürze ich den Auszug des Stereoskops um 7 mm; in Folge dessen zeigen sich die Sonderheiten des linksseitigen Bildes minder bestimmt; dagegen treten auch die Sonderheiten des rechtsseitigen Bildes mit in die Erscheinung, allerdings auch ebenso unbestimmt wie die des linksseitigen Bildes; der weisse Fleck des rechten Bildes ist auch noch nicht scharf, erscheint aber deutlicher als vorher, auch näher an seine wirkliche örtliche Lage herangerückt. Auf dem schwarzen Papierchen, welches auf dem linksseitigen Bilde belassen worden ist, erscheint das rechtsseitige Bild, vom rechten Auge herrührend, schärfer; es erscheint zwar auch noch etwas schwankend. Aber gleichzeitig tritt auf dem bildlosen Theile des schwarzen Papierchens leichter Glanz auf.

L, l, m, r, R

Fig. 1.

In Fig. 1 entspricht L dem Schärfepunkte für das linke Auge, R demjenigen für das rechte Auge; der Punkt l entspricht dem zuletzt angegebenen Punkte, bei welchem die Sonderheiten des linksseitigen Bildes anfangen zurückzutreten, während die des rechtsseitigen Bildes anfangen aufzutreten. Auf dem schwarzen Papierchen macht sich der Wettbewerb der Wahrnehmungen beider Augen durch das Auftreten des rechtsseitigen Bildtheiles und durch den Glanz bemerkbar.

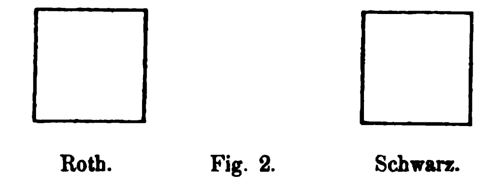
Wird die Einstellung nach m verschoben, so tritt das rechtsseitige Bild noch mehr in Wirkung; auf dem schwarzen Papierchen

nimmt das dort sich zeigende Bild an Kraft zu, wenngleich es immer noch schwankt; der vermehrte Glanz in den bildlosen Stellen des schwarzen Papierchens zeugt von dem vermehrten Wettstreite der Bilder der beiden Augen. Bei einer weiteren Verschiebung bis *r* tritt die Aenderung ein, dass die Sonderwahrnehmungen des linken Auges zurücktreten gegen diejenigen des rechten Auges, und dass der Glanz auf dem schwarzen Papierchen zurückgeht. Bei der Einstellung in *R* tritt das rechtsseitige Bild scharf auf, ergänzt durch das linksseitige. Die Sonderheiten des linksseitigen Bildes fehlen, diejenigen des rechtsseitigen treten scharf begrenzt in die Erscheinung, der Glanz auf dem schwarzen Papierchen ist erloschen; das schwarze Papierchen selber ist nur schwach sichtbar, weil das Bild des rechten Auges dasselbe bedeckt. — Von den Sonderheiten der beiden Bilder ist zu bemerken, dass dieselben in der Bildebene des Sammelbildes zu liegen scheinen, wenn sie scharf sind, also bei der Einstellung in *L* und *R*, dass sie aber über der Bildfläche zu liegen scheinen, sobald sie nicht scharf sind. Dieses Hervortreten der Sonderheiten aus der Bildebene erinnert an den stereoskopischen Versuch mit einer schrägen Linie, welche im Sammelbilde auch aus der Bildebene herauszutreten scheint.

Nachträglich führe ich noch an, dass die zwei photographischen Bilder des Stereoskops noch einen weiteren Unterschied aufweisen, welchen ich früher nicht erwähnt habe, um die Ausführungen dadurch nicht zu verwickelt zu gestalten. Da derselbe jedoch geeignet ist, das Zusammenwirken der beiden Augen recht deutlich zu zeigen, so hole ich das Versäumte jezt nach. Die linksseitige Mondphotographie zeigt nämlich in einigen hellen Partien weniger Ausführung in den Einzelheiten als die rechtsseitige Photographie. Trotzdem zeigt das Sammelbild bei der Einstellung für das linke Auge mehr Zeichnung in diesen fraglichen Partien, als in der linksseitigen Photographie vorhanden ist. Dies ist nur dann zu erklären, wenn wir annehmen, dass das Bild des rechten Auges (obgleich dasselbe die rechtsseitige Photographie nicht scharf sieht bei der Einstellung für links) in dem Sammelbilde ergänzend mitwirkt. Offenbar wirken diese rechtsseitigen Bildtheile doch so eindringlich auf das rechte Auge, dass der Gesichtssinn diese Wahrnehmungen des rechten Auges nicht vernachlässigen kann, wie das der Fall war mit den Sonderheiten der rechtsseitigen Photographie, den dunklen Flecken, sobald die Einstellung von *R* aus über *r* hinausging, und umgekehrt bei denen

der linksseitigen Photographie, sobald die Einstellung von *L* über *l* hinausging.

Für weitere Beobachtungen im Stereoskop benutze ich farbige Papierquadrate von 15 mm Seitenlänge. Zunächst lege ich dem linken (weitsichtigen) Auge ein rothes Quadrat und dem rechten (kurzsichtigen) Auge ein schwarzes vor. (Fig. 2.) Bei der Scharfstellung in *R* erblicke ich ein braunschwarzes Quadrat als Sammelbild, welches die Papierstructur und Fasern des schwarzen Quadrats scharf zeigt, in der Färbung aber nicht das Schwarz des scharfen rechtsseitigen Bildes zeigt, sondern ein durch die rothe Farbe des linksseitigen Bildes verändertes Schwarz, also Braunschwarz. Bei der Scharfstellung in *L* für das linkseitige rothe Bild sehe ich in dem Sammelbilde die Papierstructur des rothen Quadrates scharf; die Färbung ist aber durch das unscharfe rechtsseitige (schwarze)



Roth. Fig. 2. Schwarz.

Bild beeinflusst und ergibt ein schwärzliches Roth, weil ein schwaches schwarzes Bild über das rothe Bild ausgebreitet zu liegen scheint. Bei der Einstellung in *l* sind die Sonderheiten des rothen Bildes noch sichtbar, die des schwarzen noch nicht; jedoch macht sich dessen farbige Einwirkung stärker bemerkbar. Bei der Einstellung in *m* sind nur die stärksten Sonderheiten beider Quadrate im Sammelbilde verschwommen bemerkbar, und die Färbung neigt sich noch mehr dem Schwarz zu. Das Bild ist bei dieser Einstellung als unruhig zu bezeichnen, offenbar durch den Wettstreit der beiden, gleich eindringlich wirkenden Wahrnehmungen hervorgerufen. Meine Empfindung dabei ist die, als ob abwechselnd die eine der beiden Wahrnehmungen die Oberhand gewinnt, weil die Sonderheiten der beiden Quadrate in wechselnder Stärke auftreten. — Glanzerscheinung tritt heute (10. Dec. 1902) bei blauem, nur hier und da durch weisse Wolken gedecktem Himmel nicht auf. — Bei der Einstellung in *r* verschwinden die Sonderheiten des rothen Quadrates, diejenigen des schwarzen Quadrates treten bestimmter auf; die Färbung des Sammelbildes neigt sich noch mehr nach Schwarz hin als in *m*.

In *R* tritt dann das schwarze Bild scharf auf, jedoch wird die Farbe des Schwarzen, wie vorhin bereits erwähnt, in Braunschwarz verändert.

Die Versuche sind ferner mit Weiss und Schwarz, Roth und Blau, Weiss und Grün, Weiss und Roth, Weiss und Gelb, Weiss und Blau, Roth und Grün, Gelb und Blau angestellt worden. Der Verlauf der Beobachtungen ist im Allgemeinen der gleiche wie der für Roth und Schwarz beschriebene. Das schärfere Bild macht sich im Sammelbilde stärker geltend als das minder scharfe Bild; der Gesichtssinn bringt die Wahrnehmungen seiner beiden Endorgane in dem Sammelbilde so zum Ausdrucke, wie ihm dieselben von diesen übermittelt werden. Der Wettstreit zwischen den Einzelwahrnehmungen macht sich im Sammelbilde am stärksten geltend, wenn diese in Bezug auf Schärfe gleichwerthig sind; bei ungleicher Schärfe der Einzelbilder macht sich die schärfere Einzelwahrnehmung im Sammelbilde stärker geltend; die schärferen Linien und Zeichnungen treten stärker hervor als die minder scharfen; die Farbe des scharfen Bildes wirkt eindringlicher als diejenige des minder scharfen.

Dass der Glanz mit wechselnder Intensität auftritt, hängt mit der Intensität des Lichtes zusammen. Zwischen Roth und Schwarz trat der Glanz bei schwachem Tageslichte gar nicht auf. Bei stärkerem Tageslichte wurde bei der Einstellung *m* röthlicher Glanz sichtbar; bei starkem Auerglühlicht war in *l* ganz leichter Glanz von schwärzlichrother Farbe sichtbar; in *m* nahm derselbe etwas zu und erhielt auch eine weitere Beimischung von Roth. In *r* schwächte sich der Glanz ab, die Einwirkung des Roth wurde aber stärker. Zwischen Hellgrün und Schwarz habe ich bei starkem Tageslichte Glanz beobachtet, wie wir solchen bei hochpolirtem Silber wahrnehmen. Zwischen Roth und Strohdeckelgelb entsteht bei starkem Lichte goldähnlicher Glanz. Zwischen Weiss und Schwarz entsteht leicht Glanz; in der Regel kann ich denselben schon in *R* und *L* wahrnehmen; alsdann nimmt er in *r* und *l* an Intensität zu und erreicht in *m* sein Maximum.

Sämmtliche Beobachtungen habe ich ausserdem mit Benutzung der Brille gemacht und gefunden, dass durch die gleichzeitige Schärfe der beiden Bilder der Wettstreit so auftritt, wie er sich, ohne Benutzung der Brille, in *m* geltend macht. Einen Unterschied in der Erscheinung des Glanzes vermochte ich bei Benutzung der Brille nicht wahrzunehmen.

Um ohne Brille die Bilder der kleinen Papierquadrate scharf sehen zu können, erhöhte ich das rechtsseitige Quadrat um die Einstelldifferenz. In dem Sammelbilde trat der Wettstreit wegen der

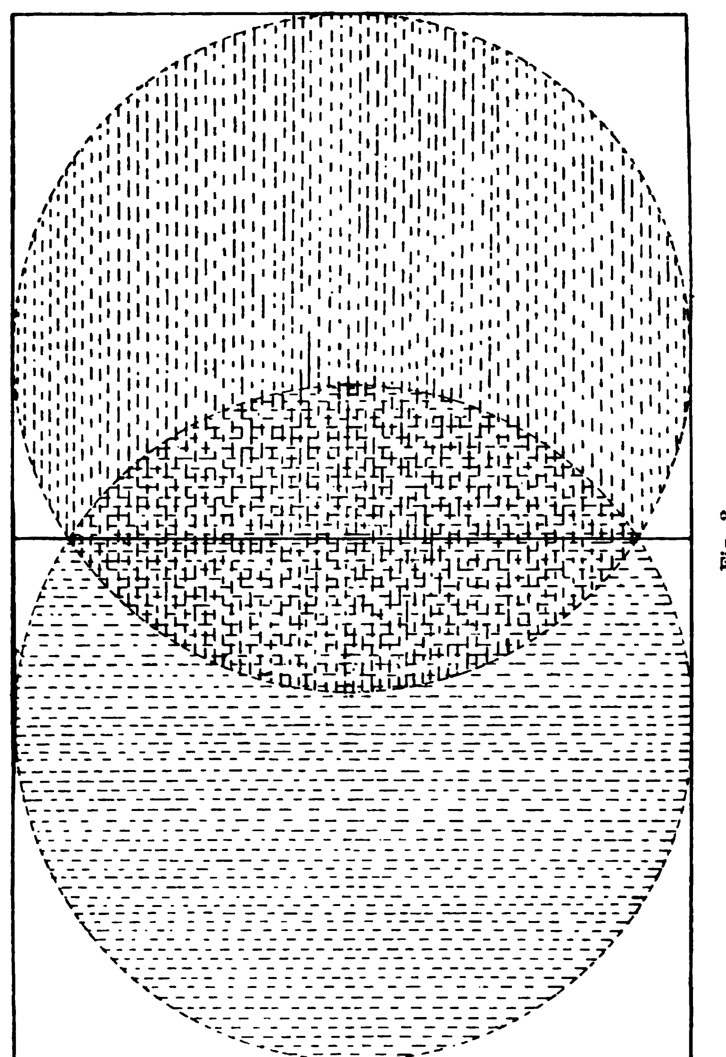


Fig. 8.

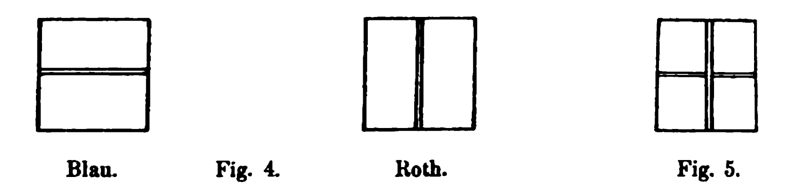
gleich scharfen Linien der beiden Bilder so stark ein, dass ich nach 2—3 Minuten wegen der durch das Doppeltsehen entstehenden Schmerzen den Versuch abbrechen musste. Minder unangenehm gestaltete sich die Beobachtung, als ich das näherliegende Quadrat um

so viel verkleinerte, dass die beiden Einzelbilder sich deckten. Durch das Bestreben des Gesichtssinnes die in den Einzelbildern vorhandene Zeichnung zur Vereinigung zu bringen, sind die Beobachtungen recht anstrengend und haben leicht Kopfschmerzen zur Folge. Die durch das Doppeltsehen entstandenen Kopfschmerzen waren sehr heftig und anhaltend (nach einer 20—25 Minuten währenden Beobachtung mehr als 3 Tage andauernd); meiner Empfindung nach schienen diese Schmerzen etwa von der Stelle des Gehirns auszugehen, wo der Gesichtsnerv eintritt.

Legt man in ein mit runden (nicht prismatischen) Gläsern ausgestattetes Stereoskop zwei verschiedenfarbige Papierstücke, und zwar für das linke Auge ein blaues und für das rechte Auge ein rothes, neben einander, so dass sie in der Mitte scharf zusammenstossen, so ergibt sich beim Hineinsehen ein Bildfeld von der annähernden Beschaffenheit der Figur 3 in Folge der Beschränkung der Gesichtsfelder durch die runden Gläser. Die beiden Kreise entsprechen den Gesichtsfeldern der einzelnen Augen; der Kreis mit den senkrechten Linien umfasst das Gesichtsfeld des linken, derjenige mit den waagerechten Linien das des rechten Auges. Dort, wo die senkrechten und waagerechten Linien gleichzeitig vorhanden sind, greifen die Wahrnehmungen beider Augen über einander, und während die Bildtheile mit einfachen Linien nur eine Farbe, entweder reines Blau oder reines Roth, zeigen, befindet sich innerhalb der gekreuzten Linien eine glänzende Fläche, ein Beweis, dass innerhalb der gekreuzten Linien die beiden Einzelwahrnehmungen zusammenfallen, während in den übrigen Kreistheilen nur die Bilder eines einzelnen Auges zur Geltung kommen. Da die Einzelbilder jedoch nicht in derselben Ebene liegen, so sind die Bedingungen vorhanden, welche zur Erscheinung des Glanzes nothwendig sind. Während in den einfach schraffirten Theilen die Einzelbilder in die Erscheinung treten, drängen sich in den doppelt schraffirten Theilen die beiden Einzelbilder gleichzeitig zur Wahrnehmung und verursachen den Glanz.

Zu weiteren Versuchen im Stereoskope dienten dann gefärbte Gläser, anstatt der Papierquadrate, von 15 mm Seitenfläche, welche, gegen eine weisse Fläche gerichtet, in der Durchsicht betrachtet wurden. Die Versuche mit den farbigen Gläsern habe ich mit der Brille ausgeführt, weil sich bei dem stärkeren Hervortreten der Farben ohnehin Einstellungsunterschiede ergeben. Roth und Blau

ergibt im Sammelbilde eine Mischfarbe, welche, je nach der Farbenmüdigkeit der Augen, ein Mal mehr nach Blau hin, das andere Mal mehr nach Roth hin schwankt. Roth erfordert zur Scharfstellung seines Bildes einen kürzeren Auszug der Gläser als Blau. Ist Roth scharfgestellt, so kommt Roth stärker zur Geltung als bei der Einstellung für Blau. Der Farbenton des Sammelbildes entspricht nicht genau dem Farbenton, welchen die farbigen Gläser zeigen, wenn man dieselben auf einander legt und mit unbewaffnetem Auge gegen eine weisse Fläche betrachtet. Sie erscheinen im letzteren Falle rothviolett, während sie bei der Betrachtung im Stereoskop vorwiegend einen blauen Ton zeigen. Bestimmte Linien, welche, selbst bei glattem Papiere, durch die auftretenden Fäserchen, Härchen und Erhöhungen sichtbar werden, fehlen bei diesem Versuche, und hierdurch kommt der Wettstreit der Einzelwahrnehmungen deutlicher



Blau. Fig. 4. Roth. Fig. 5.

zur Erscheinung. Die Folge des Wettstreites ist eine fortwährende Unruhe in dem Sammelbilde, in welchem bald die eine, bald die andere Einzelwahrnehmung stärker zur Geltung kommt. Die geringere Ausdehnung der Rothempfindlichkeit auf der Netzhaut wird wohl mit Veranlassung sein, dass das Roth verhältnissmässig weniger zur Geltung kommt als das Blau.

Ob die beiden Einzelbilder in dem Sammelbilde sich in derselben oder in getrennten Ebenen befinden, ist aber bei dieser Anordnung des Versuches nicht zu erkennen. Um nun aber über die Lage der Einzelbilder in dem Sammelbilde weitere Aufklärung zu erhalten, werden die beiden farbigen Gläser durchschnitten und diese durchschnittenen Gläser mit einem freien Zwischenraume von etwa 1 mm wieder an einander gelegt, jedoch so, dass der Streifen des blauen Glases wagerecht, dagegen derjenige des rothen senkrecht läuft (siehe Figur 4).

Beim Betrachten im Stereoskop entsteht dann ein Sammelbild (Fig. 5), welches beide Streifen zeigt; der wagerechte Streifen erscheint alsdann in der Farbe der reflectirenden weissen Fläche,

während der senkrechte Streifen hellblau gefärbt erscheint. Ferner ist der senkrechte Streifen schärfer an den Rändern, als der wagerechte; ausserdem scheint der wagerechte Streifen entfernter zu liegen als der senkrechte Streifen. — Verwendet man rothes und gelbes Glas in gleicher Weise zu diesem Versuche, so erscheint der senkrechte, im Rothen befindliche Streifen hellgelb gefärbt, schärfer und weniger entfernt als der wagerechte, im gelben Glase befindliche Streifen, welcher letztere in der Farbe der reflectirenden Fläche erscheint.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass der Gesichtssinn die Wahrnehmungen seiner beiden Endorgane genau und vollständig in dem Sammelbilde zum Ausdrucke bringt, wie sie ihm von diesen beiden zugetragen werden. Die in die beiden Augen gelangenden Bilder können wegen der verschieden starken Accommodation der Augen nicht auf correspondirende Netzhautstellen fallen; sie können desshalb durch den Gesichtssinn nicht in dieselbe Ebene verlegt werden und erscheinen uns in räumlich getrennte, parallele Ebenen verlegt. Das rothe Bild liegt uns näher als das blaue resp. gelbe; wir sehen durch den senkrechten Spalt hindurch und sehen das dahinter liegende blaue resp. gelbe Bild liegen, daher der senkrechte Spalt blau resp. gelb gefärbt erscheint.

Rothes Licht zwingt das Auge stärker zur Accommodation als blaues resp. gelbes; diese stärkere Accommodation unterscheidet sich nicht von derjenigen, welche das Auge bewerkstelligt, um sich für einen örtlich näher liegenden Gegenstand einzustellen im Verhältniss zu einem entfernter liegenden.

Hiermit gelangen wir zu dem Schlusse, dass die Bedingungen für den Glanz im vorliegenden Falle die gleichen sind wie bei dem im vorigen Artikel ausgeführten Spiegelversuche, denn wir haben es mit der gleichzeitigen Einwirkung zweier Bilder zu thun, welche in verschiedenen Ebenen liegen. Was bei dem Spiegelversuche mit quantitativ verschiedenem Lichte erreicht worden ist, ist bei den farbigen Gläsern durch qualitativ verschiedenes Licht bewirkt worden. Die verschiedene Brechbarkeit der gleichzeitig einfallenden verschiedenen Strahlen bedingt die Störung im Sehen, welche sich uns als Glanz kundgibt.

Für Diejenigen, welche den Versuch mit den farbigen Gläsern machen wollen, die Notiz, dass zu diesem Versuche die Augen wohl ausgeruht sein müssen, weder durch Lesen und Schreiben noch

durch sonstige Anstrengung, namentlich nicht durch farbige Beobachtungen, ermüdet sein dürfen. In einem solchen Falle von Farbmüdigkeit beobachtete ich, dass die Lage der beiden Bilder vollständig ausgewechselt schien.

Die stärkere Accommodation des Auges durch Roth macht es begreiflich, dass die Aufmerksamkeit von Menschen und Thieren hierdurch in besonderem Grade erregt wird. Wenn man im Freien einer genügend grossen rothen Fläche unvermuthet gegenübertritt, spürt man deutlich die Anstrengung des Auges, sich für Roth einzustellen, und gleichzeitig ein Gefühl des Schwankens. Dieses Gefühl des Schwankens entsteht durch die scheinbare örtliche Veränderung, welche wir an uns der rothen Fläche gegenüber wahrzunehmen glauben. Die Einstellung des Auges für Roth ist die gleiche wie für einen Gegenstand, welcher sich in einer kürzeren Entfernung von uns befindet als der fragliche rothe Gegenstand, und wir haben desshalb die Empfindung, als wenn das Roth des Bildfeldes uns rasch näher gerückt sei; das Näherrücken des Rothes wird durch das gleichzeitige Zurücktreten des nicht rothen Theiles des Bildfeldes noch verstärkt.

Dass auch die Thiere sich durch rothe Gegenstände beunruhigt zeigen, ist eine hinlänglich bekannte Thatsache, welche durch die stärkere Accommodation für Roth ausreichend begründet werden kann. Der Stier, welchem unvermuthet ein rothes Tuch vorgehalten wird, hat dabei die gleiche Empfindung wie wir; er sieht in dem rothen Tuche einen sich ihm rasch nähernden Gegenstand, welcher offenbar die Absicht hat, ihn anzugreifen, und sofort ist das muthige Thier bereit, dem vermeintlichen Angriffe entgegen zu treten. Die Reizbarkeit durch Roth auf die Blutfarbe zurückführen zu wollen, ist verfehlt, weil die Thiere von dieser Farbe vermuthlich nichts wissen. —

Eine eigenthümliche Ermüdungserscheinung, welche im ersten Augenblicke überraschend wirkt, ist mir aufgefallen beim Beobachten der Färbung des Tageslichtes in meinen Wohnräumen. Dazu wurde die von Helmholtz empfohlene Röhre benutzt. Eine cylindrische Röhre von 15 cm Länge und ca. 5 cm Durchmesser aus Pappe wird innen schwarz gemacht und an einer Seite mit einem abnehmbaren Deckel versehen. Der Deckel erhält in der Mitte eine runde Oeffnung, welche, durch Einlegen entsprechender Papierblenden, von 5 mm bis auf 2 mm Durchmesser verkleinert werden kann. Hält

man nun das offene Ende der Röhre vor das eine Auge und betrachtet durch die am anderen Ende befindliche kleine Oeffnung ein Blatt weissen Papieres, während das unbewaffnete Auge gleichzeitig das Papier betrachtet, so sieht man das durch die kleine Oeffnung fallende Bild in der Farbe des herrschenden Lichtes, während das unbewaffnete Auge eine Färbung des weissen Papiers nicht bemerkt. Ist z. B. das Licht in dem Beobachtungsraume grünlich, so sieht das durch die Röhre in das Auge gelangende Bildchen grünlich aus, während das in das unbewaffnete Auge dringende Bild rein weiss zu sein scheint. Hält man aber, nachdem man etwa eine halbe Minute lang mit dem einen Auge durch die Röhre gesehen hat, die Röhre vor das andere Auge, so sieht man das Bildchen durch die Röhre nicht in derselben Farbe wie vorher, sondern in der complementären. War für das linke Auge das Bild grünlich, so erscheint es für das rechte röthlich; war es für links gelblich, so erscheint es für rechts bläulich. Diese Erscheinung kommt uns im ersten Augenblicke sehr überraschend vor; trotzdem ist es nur eine Ermüdungserscheinung. Beobachtet man nämlich mit dem linken Auge durch die kleine Oeffnung, so wird dem linken Auge nur ganz wenig Licht zugeführt, während dem rechten Auge, welches der viel grösseren weissen Fläche ausgesetzt ist, verhältnissmässig sehr viel Licht zugeführt wird. Wechselt man nun mit den Augen, so ist das bisher freie Auge für das herrschende Licht farbmüde und sieht complementär. Die Arbeit, welche das stark belichtete Auge für die Wiederinstandsetzung der Netzhaut ausführen muss, ist eine viel grössere, als das andere Auge zum gleichen Zwecke auszuführen hat, und nimmt daher auch mehr Zeit in Anspruch.

(Mittheilung aus d. physiol. Institut d. kgl. ung. Franz Josef-Universität in Kolozsvár.)

Ueber die Reizung des Riechorgans durch directe Einwirkung riechender Flüssigkeiten.

Von

Dr. **Elemér Veress**, Assistent des Instituts.

(Mit 2 Textfiguren.)

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 368
II. Versuche an der Leiche über die Füllung der Nasenhöhle mit Flüssigkeit 370
1. Beschreibung des anatomischen Präparates 371
2. Versuche über die Möglichkeit der Füllung der Nasenhöhle mit Flüssigkeit und über die Art und Weise der Einführung derselben 375
3. Versuche unter verschiedenen Form- und Maassveränderungen des anatomischen Präparates 382
III. Versuche an Lebenden 384
1. Körperhaltung während der Versuche 384
2. Die bei den Versuchen verwendeten Stoffe und einige Versuchsbedingungen 389
IV. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse und Erwägung der Möglichkeit, im Wasser zu riechen 393

I. Einleitung.

Die Richtigkeit des E. H. Weber'schen Satzes, dass eine Geruchsempfindung nur dann entsteht, wenn das Riechbare mittelst eines Luftstromes dem Geruchsorgane zugeführt wird, dass also riechende Flüssigkeiten als solche in die Nase gebracht, direct nicht riechbar sind, wurde zuerst von E. Aronsohn[1]) bestritten.

Aronsohn benutzte zu seinen Versuchen auf 38—44° C. erwärmtes, 0,6 %iges oder 0,73 %iges NaCl-Wasser als Lösungsmittel

1) Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie des Geruchs. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886 S. 321.

für die riechenden Stoffe. Die Einführung dieser Lösungen in die Nase geschah in der bei Th. Weber's Nasendouche üblichen Weise, d. h. bei tiefer Vornüberbeugung des Oberkörpers und des Kopfes. Nach Aronsohn muss bei diesen Versuchen der Nasenrücken die tiefste Lage einnehmen; „so wird die eindringende Flüssigkeit die Regio olfactoria unter Wasser setzen“ [1]).

Aronsohn hat seine Versuche an sich selbst und Anderen mit Nelkenöl, Campher, Eau de Cologne, Cumarin und Vanillin vorgenommen und aus denselben die Schlussfolgerung gezogen, dass Weber's Satz unhaltbar sei.

Demgegenüber halten aber andere Forscher, wie z. B. W. Nagel [2]), Haycraft [3]) und Zwaardemaker [4]), diese Ansicht Aronsohn's für nicht annehmbar. Nach Zwaardemaker ist eine gewisse Vorsicht in der Deutung dieser Versuche nicht nur darum geboten, weil es schwer fällt, die Luft aus Blindsäcken vollständig auszutreiben, sondern auch aus dem Grunde, weil die Flüssigkeit ihren Weg auch durch den Rachen nehmen kann und so die Riechempfindung eventuell durch eine Geschmacksempfindung gestört wird. Dieser Umstand kann wegen der allgemein bekannten leichten Verschmelzung unserer Riech- und Geschmacksempfindungen einen Versuchsfehler ergeben.

Nach Zwaardemaker ist also diese Frage insolange nicht entschieden, als „Leichenversuche uns die technische Ausführbarkeit einer vollkommenen Füllung der Nasenspalte während der Nasendouche“ nicht bewiesen haben.

In neuester Zeit hat sich auch N. Vaschide [5]) der Ansicht Aronsohn's angeschlossen; er ordnete seine Versuche folgendermaassen an: Die Versuchsperson athmete in der Th. Weber'schen Körperhaltung mit stark gebeugtem Kopf tief ein und athmete durch

1) Siehe diesbezüglich die Anmerkung auf S. 64 in Zwaardemaker, Die Physiologie des Geruchs. W. Engelmann, Leipzig 1895.

2) Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Betrachtungen der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Biblioth. zool. Herausg. von Dr. R. Leuckart u. Dr. C. Chun. Heft 18, 1 u. 2. Nägele, Stuttgart 1894.

3) The sense of smell. E. A. Schäfer's Textbook of Physiology vol. 2 p. 1256. Young J. Pentland, Edinburg u. London 1900.

4) l. c.

5) L'expérience de Weber et l'olfaction en milieu liquide. Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biol. t. 53 p. 165. 1901.

den Mund aus. Nachdem die Athmungsbewegungen genügend ergiebig geworden, wurde die Nase zugehalten und in die auf Körpertemperatur erwärmte riechende Flüssigkeit getaucht. Jetzt hatte die Versuchsperson bei geschlossenem Mund kräftig einzuathmen. Vaschide meint, dass auf diese Weise die Riechspalte wenigstens zum Theil mit Flüssigkeit gefüllt werden könnte. Ueberzeugende anatomische Beweise hierfür finden wir aber auch bei Vaschide nicht. Wohl hat Vaschide die Gestaltung der Nasenhöhle einer jeden Versuchsperson, als einen wichtigen Factor der Versuche, gründlich untersucht, doch hat sich natürlich der Umstand, ob und inwieweit die Füllung der Riechspalte mit Flüssigkeit thatsächlich erfolgte, seiner Beobachtung entzogen.

Bei meinen auf diese Frage bezüglichen Untersuchungen erschien es mir zweckmässig, den an Lebenden anzustellenden Versuchen gewisse Studien am anatomischen Präparat vorangehen zu lassen.

II. Versuche an der Leiche über die Füllung der Nasenhöhle mit Flüssigkeit.

Der Zweck dieser Versuche war, unmittelbar zu beobachten, welchen Weg die in die Nase gebrachte Flüssigkeit in den bei der Th. Weber'schen Nasendouche gebräuchlichen Kopfhaltungen zu nehmen pflegt, um hierdurch eventuell Beweise für die Möglichkeit einer Anfüllung der Riechspalte mit Flüssigkeit erbringen zu können. Auch hoffte ich, unter Berücksichtigung gewisser anatomischer Fingerzeige feststellen zu können, welche Körperhaltung der vollständigen Anfüllung am günstigsten sei.

Die Vorbereitung des Versuchsobjectes habe ich in ungefähr derselben Art vorgenommen wie dies Zwaardemaker[1]) und Franke[2]) taten, als sie den von der in die Nasenhöhle eingezogenen Luft eingeschlagenen Weg beobachteten.

Zwaardemaker verfertigte einen Gypsabguss vom Sagittalschnitte der Nasenhöhle eines Pferdekopfes, ersetzte die Nasenscheidewand mit einer Glasplatte und sog dann in das Präparat Lampen-

---

1) L. c. S. 49—51.

2) Archiv f. Laryngologie und Rhinologie Bd. 1 Heft 2 S. 236. 1893. Siehe auch Zwaardemaker, l. c. S. 52.

russ ein, dessen Weg durch das Glas beobachtet werden konnte. Unabhängig von Zwaardemaker, aber in ganz ähnlicher Weise, verfuhr Franke mit Sagittalschnitten eines menschlichen Kopfes; statt Lampenruss liess er jedoch Tabakrauch durch das Präparat treten.

Ein derart in der Mittellinie sagittal durchgeschnittener Leichenkopf sollte auch zu meinen Versuchen dienen. Zu diesem Ende habe ich den Kopf eines in höherem Alter verstorbenen Mannes nach Entfernung des Gehirns und nach Abtragung des Unterkiefers durchfrieren lassen und dann mit einer feinen Kreissäge in der Mittellinie durchgesägt.

Diese Arbeit war befriedigend gelungen, denn auf der rechten Seite war der grössere Theil der Nasenscheidewand erhalten geblieben, so dass dementsprechend die linke Nasenhöhle freigelegt erschien.

Zu den Versuchen verwendete ich die rechte Nasenhälfte. Vor Allem entfernte ich nun die Nasenscheidewand und liess von ihr nur einen **ca. 3 mm** breiten Saum bei der vorderen, oberen und hinteren Wand der Nasenhöhle bestehen, so dass also von der Scheidewand nur so viel behalten wurde, wie viel erforderlich war, um die in kleinen Mengen in die Nasenhöhle eingeführte Flüssigkeit zu der Riechspalte auf natürlichem Wege geleiten zu können, ohne dass indess die Beobachtung des von der Flüssigkeit eingenommenen Weges die geringste Beeinträchtigung erfahren sollte[1]).

1. Beschreibung des anatomischen Präparates.

Das Abtragen des Septums brachte die seitliche Wand der rechten Nasenhöhle sammt den Muscheln zum Vorschein. Da bei den Versuchen bezüglich der Bewegungsrichtung der Flüssigkeit besonders der Bau und die Weite der zur Riechspalte führenden Wege eine wichtige Rolle spielen, war ich darauf bedacht, noch vor der Schrumpfung oder anderen Veränderungen der Weichtheile pünktliche Maasse zu gewinnen.

Das Loos der in die Nase gebrachten Flüssigkeit hängt in erster Linie von der Weite der zum Geruchsorgan führenden Nasengänge

1) Die Ränder dieses stehen gebliebenen Restes der Nasenscheidewand sind in der Textfigur 1 (auf S. 373) an der dünnen Linie erkenntlich, welche der die vordere, obere und hintere Wand der Nasenhöhle bezeichnenden dicken Linie *abcde* parallel läuft. In der Textfigur 2 (auf S. 374) ist dieser Rand mit *r* bezeichnet.

ab. Diese Weite ist aus den an Frontalschnitte vorgenommenen Abmessungen ersichtlich.

Von der rechten Nasenhälfte, welche für die späteren Versuche dienen sollte, war ein Frontalschnitt natürlich nicht zu gewinnen; die auf den linken Frontalschnitt bezüglichen Maasse sind jedoch für die rechte Hälfte nicht maassgebend. Eben darum war ich genöthigt, den Abstand der Nasenmuscheln von der Scheidewand, mit Hülfe der Einführung eines Ersatzes, z. B. eines dünnen Glasplättchens, abzumessen.

Vorher war auch noch die Weite jener Rinne an mehreren Punkten ihres Verlaufes zu bestimmen, welche sich zwischen dem stehen gelassenen Theile des Septums und der seitlichen Wand der Nasenhöhle befand.

Diese Rinne dient bei gewissen Stellungen der mit den Nasenlöchern nach oben gekehrten Nasenhöhle, so zu sagen, als Bett und Wegweiser für die in die Nasenhöhle in dünnem Strahl eingeführte Flüssigkeit.

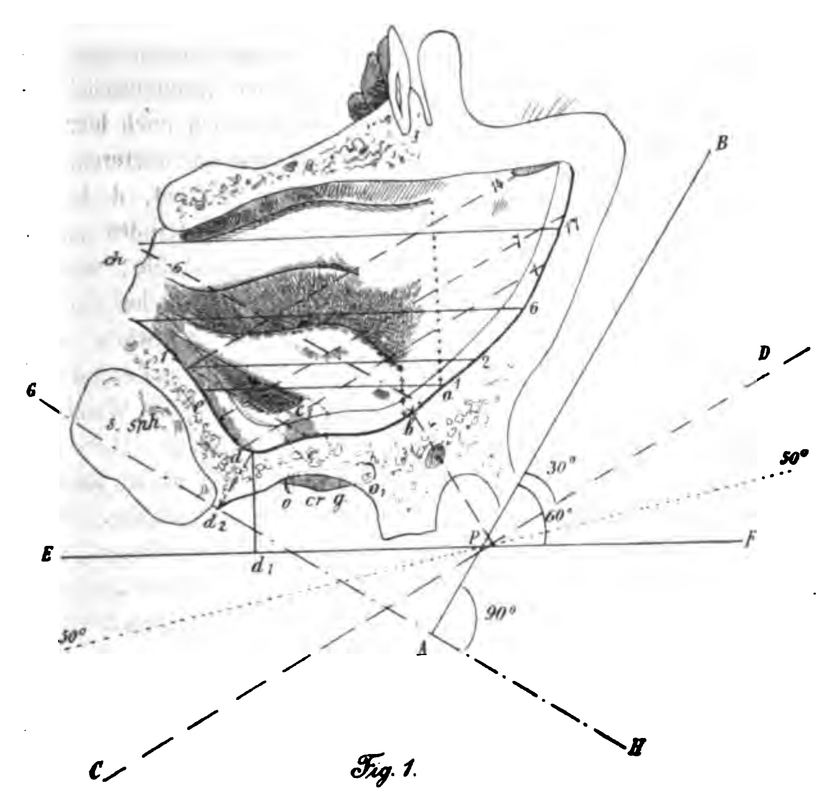
Die Frontalabmessungen dieser Rinne habe ich in einer Entfernung von je 2 mm von der vorderen, hinteren und oberen Wand der Nasenhöhle vorgenommen. An dem Punkte, an welchem eine verticale Linie, gezogen von dem vorderen Ursprung des unteren Randes der unteren Nasenmuschel, die obere Deckwand der Nasenhöhle schneidet (s. Fig. 1 bei *a*)[1]) war die Breite der Rinne 3 mm, etwas weiter rückwärts, an dem Punkte *b* (Fig. 1), 2 mm[2]). In der Riechspalte (Fig. 1 *c*) betrug die Breite der Rinne, d. h. der frontale Durchmesser der Riechspalte, 1,3 mm.

Hieraus ist ersichtlich, dass, wenn wir eine Flüssigkeit in dünnem Strahl in die nach oben gekehrte Nasenhöhle derart einführen, dass dieselbe überall entlang der vorderen und oberen Wand eindringen muss, diese Flüssigkeit auf ihrem Wege zum Geruchsorgan eine sich allmählich verengernde Rinne zu benützen gezwungen wird. Hinter

1) Zuckerkandl (Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle Bd. 1 Aufl. 2 S. 90. W. Braumüller, Wien u. Leipzig 1893) theilt die obere Wand der Nasenhöhle in drei Segmente ein: pars nasalis, p. ethmoidalis und p. sphenoidalis. In der Textfigur 1 liegt *a* noch in der p. nasalis, während *b* ungefähr an die Grenze zwischen der p. nasalis und p. ethmoidalis zu stehen kommt.

2) Nach Zuckerkandl beträgt die Entfernung zwischen dem Septum und der seitlichen Wand der Nasenhöhle an der p. ethmoidalis 2—3 mm.

der Riechspalte, etwa dem Sinus sphenoidalis entsprechend, erweitert sich wieder diese Rinne. Nun sollte noch der engste Theil der Nasenhöhle festgestellt werden. Hierbei sah ich, dass die geringste lichte Weite nicht entlang der obenerwähnten Rinne zu finden war, denn die Nasenhöhle zeigte sich am engsten zwischen dem kappen-



Stellt die Seitenwand der Nasenhöhle in ungefähr natürl. Grösse dar, bezeichnet die Lage des tiefsten Punktes der Nasenhöhle bei den verschiedenen Kopfstellungen und gibt ein Bild der von den verschiedenen Flüssigkeitsmengen bedeckten Theile der Nasenhöhle. Die in der Nasenhöhle liegenden, parallel zu den Linien *CD*, *EF* und *GH* eingezeichneten Linien stellen dar, einen wie grossen Raum die verschiedenen Flüssigkeitsmengen (1, 7, 14 ccm u. s. w.) bei einer Winkelstellung des Präparates von 30, 60 und 90° einnehmen. *ch* = choana; *s. sph.* = sinus sphenoidalis; *cr. g.* = crista galli; o—o_1 = Lage des Bulbus olfactorius.

ähnlichen Vorsprung der mittleren Nasenmuschel und dem gegenüberstehenden Theil des Septums. Wie dies aus der Textfigur 2 ersichtlich ist, betrug diese Breite bei dem Punkt x 1 mm.

Bei Betrachtung des Frontalschnittes muss es besonders auffallen, dass der dritte, der obere Nasengang (Fig. 2, *o g*) tiefer war,

als es bei Zuckerkandl[1]) gezeichnet steht, denn dieser Nasengang reichte bis zum obersten Theil der Nasenhöhle[2]). Die Folgen dieses Umstandes sollen noch später besprochen werden.

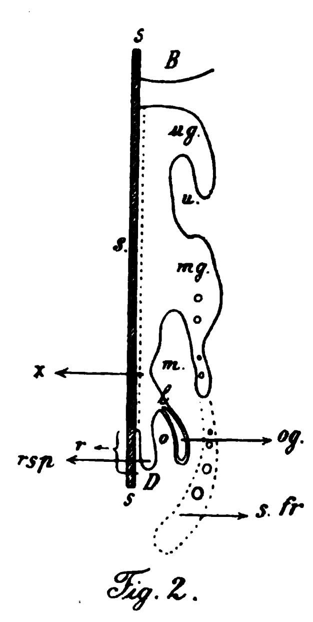


Fig. 2.

Frontalschnitt der rechten Nasenhälfte, ungefähr in natürl. Grösse, in umgekehrter Lage; auf Grund von Sondirung und directer Betrachtung gezeichnet. Die Schnittebene liegt am vorderen Ursprung der oberen Nasenmuschel (Verticale c—c_1 in Fig. 1) B = Boden der Nasenhöhle; D = Dach der Nasenhöhle; ss = Glasplatte (Septum); u = untere Nasenmuschel; m = mittlere; o = obere Nasenmuschel; $u. g.$ = unterer, $m. g.$ = mittlerer, $o. g.$ = oberer Nasengang; rsp = Riechspalte; r = Rest des Septums; $s. fr.$ = Sinus frontalis, mit Luftbläschen.

Ueber den Grad der Entwicklung der Nasenmuschel gibt Fig. 2 die nöthige Aufklärung. Da die Ausbreitung des Riechepithels vornehmlich von der Entwicklung der oberen Nasenmuschel abhängig ist[3]), begnüge ich mich hier mit der Angabe der Maasse der letzteren: Die Breite der oberen Muschel, d. h. die Entfernung ihres unteren Randes von der oberen Wand der Nasenhöhle, war am vorderen Ursprung der Muschel 6,5 mm (Fig. 1, c—c_1), weiter rückwärts bei d 9 mm. Der vordere Ursprung der Muschel war 15 mm von der hinteren Wand der Nasenhöhle (c_1—e) entfernt. Diese Angaben zeigen, dass die obere Muschel viel kleiner war als die mittlere. Wenn wir mit v. Brunn[4]) annehmen, dass das Riechepithel sich nur auf die obere Muschel ausbreitet, so folgt, dass die Regio olfactoria, wenn sie im gegebenen Falle den unteren Rand der oberen Muschel auch erreicht hätte, doch weniger umfangreich war, als es aus v. Brunn's Beispielen zu ersehen ist. Nun taucht auch die Frage auf, ob das Riechepithel im Falle minderer Ausbildung der oberen Muschel dementsprechend auch auf ein kleineres Gebiet beschränkt bleibt, oder aber auch auf die mittlere Muschel über-

1) L. c. Taf. X Fig. 8.

2) In Fig. 1 ist die Ausdehnung dieses sackartigen Ganges mit der punktirten Linie zwischen c und c_1 angedeutet.

3) Eine vierte Nasenmuschel kam bei der hier fraglichen Nasenhöhle nicht zur Entwicklung.

4) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 39 S. 632. 1892.

greifen kann, wodurch in solchem Falle auch die letztere, zum Theil wenigstens, als Regio olfactoria functioniren könnte. Da ich weder bei v. Brunn, noch bei anderen Autoren diesbezügliche Aufklärungen auffinden konnte, so erschien es geboten, bei meinen Versuchen auch die Verhältnisse der mittleren Muschel zu berücksichtigen.

2. Versuche über die Möglichkeit der Füllung der Nasenhöhle mit Flüssigkeit und über die Art und Weise der Einführung derselben.

Um für die geplanten Versuche an Lebenden eine zweckmässige Körperhaltung wählen zu können, musste Rath von der anatomischen Untersuchung geholt werden. Von der Annahme ausgehend, dass der Nasenrücken und die der Riechgegend entsprechende obere Wand der Nasenhöhle unbedingt in einem solchen Verhältnisse zu einander stehen, dass die Stellung des ersteren gewisse Folgerungen auf die Stellung der letzteren zulässt, habe ich die durchschnittlich conforme Richtungslinie des Nasenrückens (Fig. 1 *AB*) resp. der vorderen Wand der Nasenhöhle zur Richtschnur gewählt.

Die Lage der oberen Wand der Nasenhöhle und dem zu Folge auch die der Riechgegend ändert sich je nach der Grösse des Winkels, welchen die Linie *AB* mit der horizontalen Ebene bildet. Behufs leichterer Darstellung und Uebersicht der Stellungen zur horizontalen Ebene musste in Fig. 1 die Linie *AB* als stabil gezeichnet werden und die horizontale Ebene (*CD*, *EF*, *GH*) wechselnde Lagen erhalten. Wenn wir z. B. die Fig. 1 so stellen, dass die Linie *CD* vor uns horizontal und gleichzeitig in frontaler Ebene liegt, d. h. dass sie mit der Blickrichtung bei primärer Stellung der Augen einen rechten Winkel bildet, so kommt die Nasenhöhle in eine solche Stellung, dass die Linie *AB* die horizontale Ebene in einem Winkel von 30° (*BPD*) schneidet. Wenn wir in die soeben besprochene Stellung nicht die Linie *CD*, sondern die Linie *EF* bringen, so haben wir das Bild der Nasenhöhle bei einer „Winkelstellung“ von 60° u. s. w.

Die Stellung der Nasenhöhle wird bei den verschiedenen „Winkelstellungen“ durch jenen Winkel (*BPD*, *BPF* und *BAH*) bestimmt, welcher von der mit dem Nasenrücken durchschnittlich

parallelen Linie *AB* und der die Lage der horizontalen Ebene bezeichnenden Linie *(CD, EF, GH)* eingeschlossen wird[1]).

Zu den Versuchen wurde das beschriebene Präparat in folgender Weise vorbereitet: Es wurde zunächst eine Glasplatte ausgeschnitten, deren Form und Grösse der rechten Nasenhälfte annähernd entsprach; diese Glasplatte sollte zum Ersatz des Septums dienen. Da die rechte Hälfte der Nasenhöhle nach dem Durchsägen des Leichenkopfes mit Ausnahme der Choanagegend mit einem 3—10 mm breiten, theils knochigen, theils knorpeligen Saum begrenzt blieb, welcher in seinem ganzen Verlaufe genau in der gleichen Ebene lag, so konnte die zum Verschlusse der Nasenhöhle dienende Glasplatte an die verschiedenen Punkte des Schnittes genau anliegen. Den Saum bestrich ich mit Talg, legte dann die schwach erwärmte Glasplatte an die Stelle des Septums an; der geschmolzene Talg sorgte für vollkommen dichte Schliessung. Die alsdann durch Bespülen mit kaltem Wasser gut abgekühlte Glasplatte blieb in dem wieder erstarrten Talg ziemlich fest haften. Es verblieben demnach nur noch zwei unverschlossene Oeffnungen der Nasenhöhle, nämlich das Nasenloch und die Choana. Wie ich mich später überzeugen konnte, wird die Möglichkeit der Verdrängung der Luft aus der Riechspalte in keiner Weise davon beeinflusst, ob die Choana verschlossen wird oder offen bleibt, da die Luft auch durch das Nasenloch entweichen kann und hier einen hinreichend weiten Weg findet, um der eindringenden Flüssigkeit Platz geben zu können.

Aus diesem Grunde und auch weil bei gewissen Winkelstellungen die Choana verschlossen bleiben muss, habe ich dieselbe zumeist mit Hülfe von mit Talg getränkter Watte verstopft.

Das Präparat wurde dann in eine Universalklemme gefasst, damit es nach den verschiedensten Richtungen bequem bewegt werden könne.

Da zu allererst die Möglichkeit der Anfüllung der Nasenhöhle mit Flüssigkeit zu untersuchen war, habe ich einen Theil des Sep-

---

1) Die Gestaltung des Nasenrückens ist bei verschiedenen Individuen nicht die gleiche, so dass die diesbezüglich am anatomischen Präparat beobachteten Verhältnisse auf Versuchspersonen nur mit gewissem Vorbehalt anzuwenden sind. Ebenso muss berücksichtigt werden, dass auch das Verhältniss zwischen der Richtung des Nasenrückens und der Lage der oberen Nasenwand wechseln kann, wesshalb es erforderlich ist, dass wir bei jeder Versuchsperson dem Nasenrücken mehrere sich als entsprechend zeigende Lagen zu geben versuchen.

tums im Präparat stehen gelassen, um die natürlichen Bedingungen, so weit als möglich, beizubehalten.

Es zeigte sich, dass unter solchen Bedingungen die schon erwähnte Rinne (siehe S. 372) bei einer 70° nicht übersteigenden Winkelstellung als Canal für die Flüssigkeit diente und sie zur Riechspalte führte. Unter normalen Verhältnissen begegnet die Führung der Flüssigkeit in dieser Rinne keinen Hindernissen. Da nun aber die Riechspalte eigentlich eine directe Fortsetzung des vorderen Teils dieser Rinne darstellt, so ist es natürlich, dass, wiewohl die Riechspalte enger ist als die Rinne bei *a* und *b*, dieselbe der weiteren Ausbreitung der Flüssigkeit keine Hindernisse in den Weg legt, die Flüssigkeit sowohl vor als auch hinter der Riechspalte das gleiche Niveau einzunehmen strebt, wie das bei communicirenden Röhren zu sehen ist. Die Verengerung der Rinne in der Richtung zur Riechspalte ist nicht nur kein Hinderniss für das Weiterdringen der Flüssigkeit, sondern im Gegentheil, mit Hülfe der Capillarität vertheilt sich die Flüssigkeit sehr rasch in den spaltenartigen Theilen.

Die Verhältnisse würden sich anders gestalten, wenn das Riechorgan in einer sack- oder flaschenartigen Grube liegen möchte. In solchem Falle würde die am Eingang der Höhlung vorbeistürzende Flüssigkeit ein Häutchen bilden und dieses das weitere Eindringen der Flüssigkeit verhindern, gerade so, wie dies geschieht, wenn man eine dünnhalsige Flasche rasch mit Wasser anfüllen will.

Einer ähnlichen Erscheinung kann man übrigens bei der Anfüllung der Nasenhöhle begegnen, jedoch nicht in der Riechspalte, sondern vornehmlich im dritten, obersten Nasengang und im Sinus frontalis. Die obere Nasenmuschel schmiegt sich nämlich der Seitenwand der Nasenhöhle derart an, dass ihr unterer Rand gewissermaassen wie ein Damm sich verhält. Hinter dem vorderen Ursprung der oberen Nasenmuschel wird die Rinne breiter, so dass die Flüssigkeit nicht die ganze lichte Weite derselben auszufüllen gezwungen ist und über den Damm gleiten kann. Es bleibt dem zu Folge im oberen Nasengang meistens eine Luftblase zurück, welche selbst mit einer Sonde oder mit einem dünnen Draht schwer zu vertreiben ist, da sie den ganzen oberen Nasengang einzunehmen pflegt[1]), während

1) Siehe in Fig. 1 das in der Nähe der Crista galli zwischen c—c_1 punktirt angedeutete Gebiet.

die Spalte, aus welcher die Kuppel der Luftblase hervorblickt, gewöhnlich enger ist als der grösste Durchmesser des Bläschens. Je nach der Lage der Nasenhöhle bewegt sich das Luftbläschen im oberen Nasengange hin und her. Die Bildung solcher Luftbläschen ist insbesondere dann wahrnehmbar, wenn die Flüssigkeit in grösserer Menge rasch in die Nasenhöhle eingegossen wird, oder aber, wenn das in Fig. 2 mit *l* bezeichnete Gebiet mit einer dünnen Schleimschicht überbrückt ist.

Wenn indess das Riechepithel thatsächlich sich nicht bis zum unteren Rande der oberen Nasenmuschel erstreckt, so ist die Bildung dieser Luftblasen auch dann ohne Belang, wenn sie selbst bei Versuchen an Lebenden in Frage kommt. Vom Riechorgan ist nämlich das Luftbläschen durch die ganze Dicke der oberen Muschel, überdies auch noch durch eine Flüssigkeitsschicht getrennt. In dem zwischen der seitlichen Oberfläche der oberen Muschel und der seitlichen Nasenhöhlenwand befindlichen Theile der Nasenhöhle ist kein Riechepithel vorhanden; die Luftblase ist aber eben hierher eingeschlossen, und selbst wenn sie entweichen sollte, kann sie bei ihrem Aufsteigen das Riechorgan nicht streifen.

Dasselbe gilt auch für die Anfüllung anderer Höhlungen und Taschen. So habe ich öfters beobachten können, dass z. B. auch aus dem Hiatus semilunaris und aus dem Ostium frontale Luftbläschen aufsteigen. Wenn ich bei durchfallendem Licht den Sinus frontalis durch den Schädelgrund beobachtete, konnte ich durch die durchscheinende Schädelwand öfters ganz klar wahrnehmen, dass die Flüssigkeit in den Sinus frontalis eingedrungen ist und die Luft aus demselben in ähnlicher Weise verdrängt hat, wie dies bei mit ihrer Oeffnung nach oben gekehrten, in's Wasser untergetauchten dünnhalsigen Flaschen geschieht. Wenn jedoch die schon erwähnten hindernden Umstände obwalten, so wird der Flüssigkeit das Eindringen nicht immer möglich.

Es ist selbstverständlich, dass, wenn es sich um Versuche an Lebenden handelt, das Resultat derselben gänzlich unbeeinflusst bleibt von dem Umstand, ob Luftbläschen aus dem Sinus frontalis aufsteigen oder eventuell dort oder in einem anderen vom Riechorgan durch Flüssigkeit getrennten Täschchen eingeschlossen bleiben.

Nach einem jeden, am Präparat vorgenommenen Versuche habe ich die Nasenhöhle sorgfältig entleert und abgewartet, bis der letzte Rest der Flüssigkeit aus den Täschchen und Winkeln der mit

dem Nasenloch nach unten gekehrten Nasenhöhle abgeflossen war. Wird die Nasenhöhle nicht sorgfältig entleert, so sammelt sich die zurückgebliebene Flüssigkeit im tiefstliegenden Theil der Nasenhöhle, eventuell gerade in der Riechspalte an, und würde bei späteren Versuchen das Vordringen der eingegossenen Flüssigkeit erleichtern.

Des Weiteren sollte nun ermittelt werden, welche Flüssigkeitsmengen bei den verschiedenen Winkelstellungen des Präparates zum vollen Ueberschwemmen des Riechorganes erforderlich sind, ferner, welche Stellen der Nasenhöhle bei den verschiedenen Kopfhaltungen am tiefsten zu liegen kommen, und in Verbindung hiermit, welche Haltung des Kopfes zur Erreichung möglichst bester Resultate an Lebenden die vortheilhafteste ist.

Aus einer Burette oder Pipette habe ich genau abgemessene Flüssigkeitsmengen, je nachdem es zur Erreichung meines Zweckes erforderlich war, in langsamem oder raschem Tempo in die mit der Glasplatte verschlossene Nasenhälfte eingeführt und die Lage der verschiedenen Flüssigkeitsmengen sofort graphisch aufgenommen (s. Fig. 1). Um den Verlust eines Theiles der Flüssigkeit bei Verwendung grösserer Mengen zu verhindern, habe ich bei diesen Versuchen die Choana stets verstopft.

1. Bei einer Winkelstellung von 0°, d. h. wenn der Nasenrücken in horizontale Lage gebracht war, konnte nur der an der vorderen Wand der Nasenhöhle sich entlang ziehende Theil der Rinne unter Flüssigkeit gesetzt werden. Diese Lage entspricht der Kopfhaltung, bei welcher Aronsohn seine Versuche ausführte, wie er es selbst in seiner Antwort auf die diesbezüglichen Fragen Zwaardemaker's angibt[1]). Nach Aronsohn soll die eindringende Flüssigkeit das Riechorgan bedecken, wenn der Nasenrücken in eine solche Lage gebracht wird, dass er den Boden der Nasenhöhle bildet. Zwaardemaker bemerkt hierzu mit vollem Recht, dass unter solchen Umständen das Riechorgan vertical gestellt wird, welche Lage dem Untertauchen nicht zweckdienlich sein kann.

An meinem Präparat hat zwar das Riechorgan selbst bei einer Winkelstellung von 0° keine verticale Lage eingenommen, doch war die Unvortheilhaftigkeit einer solchen Winkelstellung auch unter diesen Umständen merklich. Wenn wir die Fig. 1 derart vor uns

1) Siehe Zwaardemaker, l. c. S. 64 Anmerkung 2.

halten, dass die Linie *AB* horizontal zu liegen komme, und dabei bei primärer Stellung der Augen die Blicklinien in rechtem Winkel schneide, so ist zu ersehen, dass die Flüssigkeit kein höheres Niveau erreichen kann, als den vorderen Ursprung der mittleren Muschel. Ein grösseres Gebiet kann nicht untergetaucht werden, da die Flüssigkeit durch das im Verhältniss zu diesem Punkt tiefer liegende Nasenloch wieder abfliessen muss. Es kann daher auf diese Weise von einer Untertauchung des Riechorganes keine Rede sein.

2. Bei einer Winkelstellung von 30° (Linie *CD* horizontal und bei primärer Augenstellung vertical zur Blickrichtung) nahm jener Theil der Rinne die tiefste Stellung ein, welcher in die vom vorderen Ursprung der mittleren Nasenmuschel auf die Linie *CD* vertical geführte Linie fällt (s. Fig. 1 zwischen *a* und *b*, beim mit *x* bezeichneten Punkt). Bei solcher Lage gelang die Füllung der Nasenhöhle ziemlich gut, gleichviel ob das Septum vertical oder etwas nach der Seite geneigt gehalten war. Es kommt manchmal vor, dass zwischen dem Septum und der mittleren Nasenmuschel ein Luftbläschen haften bleibt, doch wird dasselbe durch die eindringende Flüssigkeit immer mehr zu sammengedrückt und platzt schliesslich.

Die Lage der verschiedenen Flüssigkeitsmengen ist in Fig. 1 mit Hülfe der zur Linie *CD* parallel gezeichneten punktirten Linien dargestellt. 1 ccm Flüssigkeit genügte zum Ueberschwemmen der oberen Muschel noch nicht, der hintere Theil derselben ragte noch aus der Flüssigkeit heraus. Um die obere Muschel vollständig untertauchen zu können, waren mindestens 10 ccm Flüssigkeit nöthig. Wenn die Menge der Flüssigkeit 14 ccm überstieg, so floss der Ueberschuss durch das Nasenloch wieder aus.

3. Bei einer Winkelstellung von 40° befand sich die tiefstliegende Stelle schon in der Nähe des Riechorganes, und zwar etwas weiter rückwärts als *b*. Die dem Riechorgan entsprechende obere Wand der Nasenhöhle ist, wie bei 30°, doch in geringerem Grade, nach vorne geneigt. 2 ccm Flüssigkeit genügten, um das Riechorgan, 5 ccm, um die ganze obere Muschel und den grösseren Theil der mittleren Muschel, und schliesslich 10 ccm, um die ganze mittlere Muschel zu überschwemmen. Bei einer grösseren Flüssigkeitsmenge als 20 ccm floss der Ueberschuss aus dem Nasenloch heraus, ohne die Choana erreicht zu haben.

4. Bei einer Winkelstellung von 50° nimmt die obere Wand der Nasenhöhle ungefähr eine horizontale Lage ein.

5. Bei einer Winkelstellung von 60° (Linie *EF* horizontal und bei primärer Augenstellung vertical zur Blickrichtung) neigt die obere Wand der Nasenhöhle meistens etwas nach rückwärts; der tiefste Theil der Nasenhöhle liegt bei *d*. In dieser Stellung konnte die Nasenhöhle stets gut gefüllt werden, und 1 ccm Flüssigkeit genügte schon, um die obere Muschel zu verdecken, was unter Berücksichtigung der früher erwähnten Maasse ebenfalls beweist, dass die Leitungsrinne der Flüssigkeit entlang der vorderen, oberen und hinteren Wand der Nasenhöhle in der Riechspalte am engsten ist[1]). 6 ccm Flüssigkeit überschwemmten schon die ganze mittlere Nasenmuschel und füllten auch die dahinterliegenden Hiatus und Recessus aus. 17 ccm Flüssigkeit überschwemmten die Choana. Wenn die Choana verstopft war, so konnten 22 ccm Flüssigkeit eingeführt werden, bevor ein Ueberschuss aus dem Nasenloch abfloss.

6. Bei einer Winkelstellung von 70° ist das Dach der Nasenhöhle nach rückwärts geneigt, die tiefste Stelle bleibt noch immer dieselbe wie bei der Winkelstellung von 60°. 1 ccm Flüssigkeit erreichte schon einen kleinen Theil der mittleren Muschel, 6 ccm bedeckten dieselbe schon vollständig; mehr als 6 ccm erreichten die Choana.

7. Bei einer Winkelstellung von 80° ist das Dach der Nasenhöhle noch mehr nach rückwärts geneigt; die tiefste Stelle liegt wie bei der Winkelstellung von 60°. 1 ccm Flüssigkeit hatte die Wirkung wie bei der Winkelstellung von 70°; die Choana wurde schon von 4 ccm Flüssigkeit erreicht.

8. Bei einer Winkelstellung von 90° (Linie *GH* horizontal und bei primärer Augenstellung vertical zur Blickrichtung) ist die Lage des Daches und der tiefsten Stelle der Nasenhöhle wie bei der soeben erwähnten Winkelstellung. 1 ccm Flüssigkeit genügte noch nicht, auch den vorderen Theil der oberen Muschel zu überschwemmen; der vordere Theil des Riechorganes ragte daher aus der Flüssigkeit heraus. 2 ccm Flüssigkeit erreichten schon die Choana, 6 ccm überschwemmten das Riechorgan vollständig, wenn die Choana geschlossen war, doch ragte der vordere Rand der mittleren Muschel noch aus der Flüssigkeit heraus.

---

1) Siehe diesbezüglich auch das Eindringen der Flüssigkeit bei einer Winkelstellung von 90° und bei einer Menge von 1 und 6 ccm.

Wenn es die Winkelstellung gestattet, gelangt demnach die Flüssigkeit durch die Rinne zur Riechspalte und füllt dieselbe regelrecht aus. Die Flüssigkeit wird zum Zurücklegen dieses Weges durch physicalische Gesetze, wie das Gesetz der Schwere, der Capillarität und der communicirenden Röhren, gezwungen.

Wenn der Nasenrücken steiler gestellt wird als 75°, so verlässt die Flüssigkeit die beschriebene Rinne, fliesst senkrecht an der Seitenwand der Nasenhöhle herab und erreicht, von der mittleren Muschel in zwei Ströme geschieden, die Choana. Unter solchen Umständen pflegt die Riechspalte von rückwärts, von der Choana her, sich anzufüllen, gerade so, als ob wir die Flüssigkeit bei der Choana eingegossen hätten.

Bei Versuchen an Lebenden können also von den aufgezählten Winkelstellungen alle jene, welche 35° übersteigen, gut verwendet werden, und zwar insbesondere alle jene Winkelstellungen, bei welchen die erwähnte Rinne gewissermaassen als ein zur Riechspalte führender Wegweiser dienen kann [1]).

3. Versuche unter verschiedenen Form- und Maassveränderungen des anatomischen Präparates.

Ich hatte nun gewisse Veränderungen in der Gestaltung der Nasenhöhle des Präparates vorzunehmen, um den Einfluss verschiedener anatomischer Verhältnisse prüfen zu können.

Vor Allem habe ich den bisher in einer Breite von 3 mm erhaltenen Rand des Septums (Fig. 2 *r*) entfernt. Demzufolge war nach Wiedereinsetzung der Glasplatte die Weite der Nasenhöhle, der Dicke des entfernten Septumrestes entsprechend, vergrössert; es war daher erforderlich, das Septum in die richtige Entfernung von der Seitenwand zu bringen [2]). Zu diesem Ende habe ich die Glas-

---

1) Bei meinen Versuchen an Lebenden habe ich zumeist Winkelstellungen von 50° bis 80° benützt.

2) Die Glasplatte konnte auch schon bisher die anatomische Lage des Septums (welche in Fig. 2 mit der punktirten Linie angegeben ist) nicht vollkommen nachahmen, so dass das Nasenhöhlenpräparat eigentlich mehr Rauminhalt hatte, als aus den angegebenen, von dem, in seine ursprüngliche Lage zurückversetzt gedachten Septum aufgenommenen Frontalmaassen geschlossen werden könnte. (Die Maasse sind aber selbstverständlich genau, da der Ausgangspunkt bei der Aufnahme derselben die wahre Lage des Septums war.) Der Unterschied im Rauminhalt der Nasenhöhle hat übrigens nur einen geringen

platte, entsprechend der in Fig. 1 von der dicken Grenzlinie umfangenen Fläche, durch Auftragen von Kaliwasserglas derart verdickt, als dies in Fig. 2 mit der punktirten Linie angedeutet erscheint. Hierdurch wurde die Nasenhöhle im erforderlichen Maasse verengt.

An der Seitenwand habe ich die Veränderungen der Einfachheit halber derart bewerkstelligt, dass ich an verschiedenen Stellen geschmolzenen Talg aufpinselte und diese Gebiete, sowie die Wände der ganzen Nasenhöhle, das Septum mitgerechnet, mit einer dicken Salepabkochung oder mit einer zähen Gummilösung überzog, hierdurch gleichfalls eine Verengerung der Nasenhöhle zu erzielen und die bei Lebenden zu findenden Verhältnisse möglichst nachzuahmen trachtend.

Die in der Nasenhöhle vorgenommenen Gestaltsveränderungen, deren einige krankhafte Veränderungen nachahmen sollten, waren im Einzelnen die folgenden:

1. Verschiebung des Ursprunges der mittleren Muschel nach vorne und Verdickung dieser Muschel, wodurch der frontale Abstand des Septums von der Seitenwand sich bedeutend verringerte. Unter solchen Umständen gelingt es leicht, die Nasenhöhle zu füllen.

2. Umgestaltung der Riechspalte zu einem taschenähnlichen Gang (ungefähr in der Form des oberen Nasenganges, siehe Fig. 2 *o g*) durch Verdickung des unteren Randes der oberen Nasenmuschel. Auch in solchem Falle findet die Flüssigkeit einen Weg zur Riechspalte, und zwar durch Vermittelung der erwähnten Rinne.

3. Kleine Erhöhungen am Boden der Rinne, z. B. entlang der oberen Wand der Nasenhöhle, wodurch der Verlauf der Linie *a d* in Fig. 1 unregelmässig wellenförmig wird. Selbst diese Verhältnisse verhindern die Anfüllung der Nasenhöhle nicht. Es bildet sich zwar bei gewissen Winkelstellungen, z. B. bei 80 — 90°, wenn die dammartige Erhöhung des Bodens der Rinne bei *b* liegt, über diesen Damm beim schnellen Eingiessen der Flüssigkeit ein rascher Abfluss, so zu sagen eine Cascade, unter welcher Luftbläschen sich bewegen. Diese werden indess späterhin durch die von rückwärts, von der Choana her aufsteigende Flüssigkeit verdrängt. Selbst verdoppelte Dämme im Verlaufe der Rinne verursachen keine unüberwindbaren

---

Einfluss auf die Folgerungen, welche aus dem Ergebniss der bei gewissen Winkelstellungen mit den aufgezählten Flüssigkeitsmengen angestellten Versuche gezogen werden können.

Schwierigkeiten. In solchen Fällen kann auch die Capillarität dem Vordringen der Flüssigkeit bedeutend zur Hülfe sein.

4. Der die Nasenhöhle überziehende Schleim, welchen ich mit zäher, dicker Gummilösung nachgeahmt habe, kann insofern zu Versuchsfehlern führen, als er Luftbläschen in sich einschliessen kann, z. B. durch Ueberbrückung des Bettes der Rinne. Ein solches, an der Wand der Nasenhöhle haftendes Luftbläschen kann eventuell so lange nicht vertrieben werden, bis der Schleim von der Wand der Nasenhöhle sich nicht ablöst.

III. Versuche an Lebenden.

Die hier zu beschreibenden Versuche habe ich an Herrn Cand. med. P. R., Stud. med. J. K. und an mir selbst ausgeführt, nachdem ich mich vorher überzeugt hatte, dass bei uns allen dreien gute Riechempfindlichkeit in beiden Nasenhöhlen besteht und die anatomischen Verhältnisse normale sind.

1. Körperhaltung während der Versuche.

Da der Zweck der Versuche die Untertauchung des Riechorganes war, musste die Riechspalte der am tiefsten liegende Theil der Nasenhöhle werden.

In dieser Hinsicht hat Aronsohn einen Irrthum begangen, wenn die Kopfhaltung bei seinen Versuchen in der That immer eine derartige war, dass der Nasenrücken den Boden, also den am tiefsten liegenden Theil der Nasenhöhle bildete. Wie bereits erörtert, kann bei einer solchen Kopfhaltung die ganze Riechspalte nicht überschwemmt werden. Bei tiefer Vornüberbeugung des Oberkörpers kann auch eine derartige Kopfstellung erreicht werden, bei welcher nicht der Nasenrücken, sondern das Riechorgan die tiefste Stelle in der Nasenhöhle einnimmt. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn man das rechte Bein stark nach rückwärts ausstreckt, das linke Knie beugt und den Kopf mit dem Schädeldach nach unten und dem Gesicht nach rückwärts, an die mediale Seite des gebogenen linken Knies anlehnt; in solcher Lage können wir bis 90° jede beliebige Winkelstellung einnehmen und auch rasch Aenderungen der Kopfhaltung ausführen[1]). Diese Körperhaltung wurde zumeist dann in Anspruch

1) Bei an mir selbst angestellten Versuchen habe ich die Winkelstellung mit Hülfe eines Spiegels controlirt.

genommen, wenn es sich um Versuche nur an der einen Nasenhälfte handelte.

Obwohl in gewissen Stellungen schon 1 ccm Flüssigkeit zur Bedeckung des Riechorganes genügt, habe ich dennoch der grösseren Sicherheit halber stets so viel Flüssigkeit verwendet, dass der Ueberschuss sich aus der Nase ergoss.

Aus der einen Nasenhälfte gelangt Flüssigkeit nur dann in die andere, wenn der Nasenrücken eine Winkelstellung von 70—90° einnimmt; in gewissen Fällen konnte ich also die eine Nasenhälfte zur Controle, mit Hinsicht auf etwa auftretende Ermüdungserscheinungen, unberührt lassen. Wenn dies nicht erforderlich war, habe ich es stets vorgezogen, auch die andere Nasenhälfte zu füllen, damit in dieser letzteren zu Folge der unbehinderten Luftströmung nicht etwa Anlass zu einer Geruchsempfindung gegeben sei.

Da die Stauung des Blutes im Kopfe zu einer Störung der Beobachtung führen kann, habe ich des öfteren die Versuchspersonen aufgefordert, sich einfach auf ihre Kniee und Hände zu stützen und ihren Kopf zwischen den Armen herabhängen zu lassen, worauf dann die Flüssigkeit aus einer Burette oder einer Pipette in die Nase eingelassen wurde. Bei anderen Versuchen lag wieder die Versuchsperson mit der Brust so auf einem Tisch, dass der Kopf über den Rand des Tisches hervorragte und beliebig abwärts geneigt werden konnte.

Ferner habe ich auch nach Haycraft's[1]) Verfahren, jedoch in vereinfachter Weise, Versuche angestellt, und zwar in folgender Art:

Die Versuchsperson lag rücklings auf einer Bank und liess den Kopf am Ende der Bank nach rückwärts herabhängen, so dass die Riechspalte die möglichst tiefste Stellung einnahm. Hierauf wurde aus einer Burette körperwarme physiologische Kochsalzlösung in die Nase eingeführt, bis beide Nasenhälften vollständig angefüllt waren, und das überflüssige Salzwasser, ohne Luftblasen mit sich zu führen, abfloss. Diese, die Nase anfüllende Flüssigkeit habe ich dann mit lauwarmem Salzwasser ersetzt, welches die zu prüfende riechende Substanz gelöst enthielt.

Bei solcher Haltung des Körpers ist es kaum möglich, dem Kopfe eine kleinere Winkelstellung als 75° zu geben. Dem zu Folge gelangt die Flüssigkeit meistens nicht entlang der oberen Wand der

---

1) l. c.

Nasenhöhle zur Riechspalte, sondern fliesst senkrecht zu der Choana und füllt die Nasenhöhle von rückwärts an. Im Uebrigen kann jedoch die Füllung, wie bereits erwähnt, auch auf diese Weise gut erreicht werden.

Es mag noch erwähnt sein, dass diese Kopfhaltung manchen Versuchspersonen sehr unbequem wird, da zu Folge der Reizbarkeit des Gebietes der Choanen resp. des Nasenrachenraumes, unüberwindliche Schluckbewegungen auftreten. Auch mit einer meiner Versuchspersonen konnte ich aus diesem Grunde die Versuche nur in den bei der Nasendouche üblichen Stellungen vornehmen.

Haycraft's Methode darf aus mehreren Gesichtspunkten als entsprechend bezeichnet werden. Ein Vortheil der Methode z. B. besteht darin, dass, da die mit dem Riechstoff beladene Flüssigkeit in die mit physiologischer Salzlösung bereits vollständig angefüllte Nase an Stelle der letzteren gelangt, jene Geruchsempfindung vermieden wird, welche sonst sich zeigen muss, wenn die riechende Flüssigkeit erst die Luft aus der Nase zu verdrängen hat. Andererseits steigert sich die Concentration der riechenden Flüssigkeit nur allmählich; hierdurch können verschiedene Unannehmlichkeiten, so z. B. das plötzliche Auftreten einer Schmerzempfindung, vermieden werden. Die vorangehende Einfüllung des Salzwassers bietet auch noch den Vortheil, dass die indifferente Flüssigkeit so zu sagen den Weg für die riechende Flüssigkeit vorbereitet. Es unterbleibt auf diese Weise der Kampf zwischen Flüssigkeit und Luft, welcher als solcher schon zu einer Reizung des Riechorgans führen kann.

Die Vermeidung von andauernder Blutstauung ist nicht nur im Interesse der ungestörten Beobachtung, sondern auch aus dem Grunde wünschenswerth, weil bei gesteigerter Blutfülle die Schleimhäute der Nasenhöhle, also auch der Riechspalte einigermaassen anschwellen, und dies in Verbindung mit anderen Umständen das Eindringen der Flüssigkeit eventuell erschweren kann. Haycraft's Methode entspricht auch dieser Forderung.

Es ist ferner zu erwägen, dass die beim Eingiessen der riechenden Flüssigkeit entstehende Geruchsempfindung zu Nachempfindungen führen könnte. Daher habe ich, ausser wenn es sich um Controlversuche handelte, stets zuerst Salzwasser in die Nase gebracht, ohne Rücksicht darauf, bei welcher Körperstellung die Versuche vorgenommen wurden.

Das Salzwasser habe ich immer vorsichtig in kleinen Portionen

in die Nase eingeführt. Mit der riechenden Flüssigkeit dagegen wurde die Nase bald in langsamem, bald in rascherem Tempo angefüllt, damit auch die Wirkung der Bewegung der Flüssigkeit beobachtet werden könne.

Durch starkes Vornüberbeugen und darauf folgendes Strecken des Oberkörpers habe ich den Kopf bei zugehaltenen Nasenlöchern in grossem Bogen nach vorwärts und dann nach rückwärts bewegt, um die eventuelle Wirkung der auf diese Weise bedingten Bewegungen der Flüssigkeit beobachten zu können.

Damit der in der Riechspalte sitzende Schleim eine voraus unberechenbare Störung nicht ausüben könne, habe ich in vielen Fällen die Nase 1—2 Stunden vor dem eigentlichen Versuch mit 0,925 %iger NaCl-Lösung ausgespült. Die Nasengänge wurden hierdurch stets freier zugänglich, wie dies auch diesbezüglich gemachte Messungen beweisen. So konnte ich z. B. einmal bei der ersten Anfüllung nur 19 ccm, bei der zweiten unmittelbar darauf folgenden Anfüllung dagegen 22 ccm Flüssigkeit in meine beiden Nasenhälften bringen. Bei einer anderen Gelegenheit betrug die bei einer Winkelstellung von 80° zur Anfüllung beider Nasenhöhlen und des Nasenrachenraumes erforderliche Menge Flüssigkeit 25 ccm, bei der unmittelbar darauffolgenden zweiten Anfüllung dagegen 30 ccm.

Was nun die Frage anbelangt, in welchen Fällen ich darauf rechnen konnte, dass die Riechspalte während der Versuche thatsächlich unter die Flüssigkeit getaucht war, habe ich diesbezüglich ausser den aus der Lage des Kopfes sich ergebenden Schlussfolgerungen noch folgende Punkte zur Richtschnur genommen.

1. Wenn die Flüssigkeit das Riechorgan erreicht, empfindet der Beobachter in vielen Fällen ein lebhaftes Berührungsgefühl, ähnlich jenem, welches entsteht, wenn ein empfindlicher Körpertheil gekitzelt wird. Späterhin aber, wenn die Versuche schon mehrere Wochen hindurch wiederholt werden, tritt in Folge der Angewöhnung dieses Gefühl nur mehr selten auf.

2. Nach Einführung einer gewissen Flüssigkeitsmenge habe ich durch die Nase eingeathmet resp. einathmen lassen. Hatte die Flüssigkeit die Riechspalte bereits überschwemmt, so führte das Schnüffeln in dieser Nasenhälfte zu keiner Geruchsempfindung, wenn nämlich die Flüssigkeitsmenge und die Kopfstellung in richtigem Verhältniss zu einander standen. Bei einer Winkelstellung von 20° und unter den in Fig. 1 abgebildeten anatomischen Verhältnissen

ähnlichen Bedingungen, kann in die Nasenhöhle nicht so viel Flüssigkeit eingegossen werden, dass das Riechorgan vollständig überschwemmt sei. Das Abfliessen der überflüssigen Flüssigkeitsmenge könnte eventuell den Glauben erwecken, dass die Nasenhöhle bereits vollständig angefüllt ist. Wenn nun die Versuchsperson durch die Nase einathmet, so berühren von der Oberfläche der Flüssigkeit aufsteigende Riechpartikelchen das Geruchsorgan dort, wo es noch nicht überspült ist. Die hierdurch entstehende Geruchsempfindung kann, wenn wir die Athmungsbewegungen der Versuchsperson nicht controliren, zu irrigen Schlussfolgerungen führen. Wenn wir dagegen bei einer Winkelstellung von z. B. 60° nach Einfüllung der riechenden Flüssigkeit schnüffeln und keine Geruchsempfindung wahrnehmen, so ist es offenbar, dass kein einziger Punkt des Riechgebietes aus der Flüssigkeit herausragt.

Ein solches Verfahren gibt indess noch keine Aufklärung darüber, ob nicht etwa unter der Oberfläche der Flüssigkeit ein Schleimteilchen eine Luftblase einschliesst.

3. Um dies zu erkennen, habe ich nach vollständiger Anfüllung der Nasenhöhle bei zugehaltenen Nasenlöchern den Kopf in der beschriebenen Weise bewegt. Die Bewegungen eines Luftbläschens können eventuell eine reine Geruchsempfindung hervorrufen.

Zur Orientirung über die erfolgreiche Anfüllung der Nase dienten noch folgende Erscheinungen:

4. Beim Abfliessen der Flüssigkeit aus der Nase brachte diese öfters auch sehr reinen, durchsichtigen Schleim mit sich, welcher wahrscheinlich aus der Riechspalte und ihrer nächsten Umgebung sich abgelöst hat.

5. Zu Folge der Reizwirkung der riechenden Flüssigkeit pflegt oft ein eigenthümlich zusammengesetztes Gefühl aufzutreten, auf dessen Charakterisirung noch später zurückgegriffen werden soll.

6. Nach mit den riechenden Flüssigkeiten angeführten Versuchen ändert sich die Schärfe der Riechempfindlichkeit gegenüber dem verwendeten Stoff, sowie gegenüber andere gasartige Riechstoffe, in ganz charakteristischer Weise. So konnte ich z. B. bezüglich des Tabakrauches in sehr auffallender Weise constatiren, dass in solchen Fällen, in welchen eine vollständige Anfüllung der Nase mit Sicherheit vorausgesetzt werden konnte, das Aroma verschieden feiner Tabaksorten eine gleichartige Geruchsempfindung hervorrief, welche

am ehesten mit dem Geruche brennender, trockener Weinblätter oder mit dem Geruche verbrannter Maisstengel verglichen werden kann.

2. Die bei den Versuchen verwendeten Stoffe und einige Versuchsbedingungen.

Nachdem ich an mir selbst erfahren habe, dass sowohl die 0,6 %ige, als auch die nach Aronsohn physiologische 0,73 %ige NaCl-Lösung unter gewissen Umständen eigenartige zusammenziehende, wenn auch vorübergehend, so doch etwas schmerzliche Empfindungen verursachte, habe ich als Lösungsmittel für die Riechstoffe 0,925 %iges[1]) NaCl-Wasser benützt, welches keine derartigen Empfindungen auslöste.

Die Riechstoffe habe ich in einer solchen Concentration angewendet, dass ihre specifische Wirkung beim Riechen an der Luft ausgesprochen war, dieselben jedoch nach Einführung in die Nase noch zu ertragen waren.

1. Eau de Cologne[2]), meistens in 2,5 %iger Lösung.
2. Ylang-ylang[3]), meistens in 2,5 %iger Lösung.
3. Essbouquet[4]), meistens in 2,5 %iger Lösung.
4. Nelkenöl, meistens in 0,01 %iger Lösung.
5. Origanumöl, meistens in 0,025 %iger Lösung.
6. Pfeffermünzöl, meistens in 0,025 %iger Lösung.
7. Campherwasser, durch Schütteln von Campherstücken mit kaltem Wasser und nachherigem Abfiltriren des Wassers dargestellt.
8. Capronsäure, 3—4 Tropfen in 150 ccm Salzwasser.
9. Dieselbe Lösung, unter Zufügung eines Tropfens Piperidin. Diese letztere Flüssigkeit rief eine ziemlich ekelhafte Geruchsempfindung hervor.

Neben der Isotonie und der Riechconcentration der Lösungen kommt auch noch ihre Temperatur als einer der Componenten des zusammengesetzten Reizes in Betracht, wenn nämlich die Temperatur der Lösungen von jener des Riechorganes bedeutend abweicht. Ruft

---

1) H. J. Hamburger, Ueber die Regelung der osmot. Spannkraft von Flüssigkeiten in Bauch- und Pericardialhöhle. Archiv f. (Anat. u.) Physiol. 1895. S. 305.

2) Von Joh. Maria Farina in Cöln.

3) Extrait triple von Schimmel & Co. in Leipzig.

4) Dito.

die Flüssigkeit eine Kälteempfindung hervor, so kann sie die Geruchsempfindlichkeit abstumpfen und gleichzeitig auch die Beobachtung stören. Es ist daher, wie dies auch Aronsohn und Vaschide thaten, erforderlich, die Flüssigkeiten ungefähr auf Körpertemperatur zu erwärmen.

Die Riechstoffe sind bezüglich der Entfaltung ihrer specifischen Wirkung gegen Aenderungen der Temperatur empfindlich. Zwaardemaker[1]) empfiehlt daher, diesen Umstand als „Temperaturcorrection" bei der Olfactometrie in Rechnung zu ziehen.

Das Wärmen vergrössert die Beweglichkeit der riechenden Partikeln und löst eine lebhaftere Empfindung aus, als eine solche ohne Erwärmen eintreten würde. Diese Zunahme der verschärften Geruchsempfindung entspricht zunächst der Eigenart des verwendeten Riechstoffes, d. h. sie wird unter Bewahrung der Reinheit der Geruchsempfindung schärfer. Ueber einen gewissen Wärmegrad hinaus wird jedoch das Geruchsorgan und seine Umgebung von combinirteren Reizen berührt; es gesellen sich in Folge dessen mehrminder unangenehme Nebengefühle zu der eigentlichen Geruchsempfindung, wobei vornehmlich die Reizung der Nervenapparate des N. trigeminus die Hauptrolle spielt. Der Charakter der Geruchsempfindung ändert sich hiernach hauptsächlich unter dem Einflusse von an Berührungsgefühle erinnernden Reizzuständen. Das Erwärmen lässt also besonders jene Eigenschaften der Riechstoffe in den Vordergrund treten, welche die Nervenapparate des N. trigeminus reizen können.

Heisse Dämpfe von Eau de Cologne rufen in der Nase eine stechende Empfindung hervor. Riechen wir dieselben aus einer gewissen Entfernung, in welcher der Dampf sich bereits abgekühlt hat, so wird wieder der bekannte angenehme Geruch empfunden. Es bedarf daher nur der Abkühlung, um die specifische Wirkung, die Eigenart wieder hervortreten zu lassen.

Auf + 1, + 2° C. abgekühltes Nelkenöl führt zu einer sehr feinen Empfindung etwas säuerlichen Charakters, selbst dann, wenn der abgekühlte Stoff in warmer Luft gerochen wird. Diese Empfindung ist sehr vorübergehend und kann auch nur schwer in der Erinnerung behalten werden. Auf 15—20° C. erwärmtes Nelkenöl löst eine tiefdringende, vollkommene Geruchsempfindung aus. Auf 46—48° C. erwärmt, bedingen die Dämpfe ausser dem Nelkenölgeruch auch noch

1) l. c. S. 124.

stechende Nebenwirkungen; diese Begleiterscheinungen lassen sich auf den mittleren Nasengang beziehen.

Mentholkrystalle geben bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eine angenehme kühlende Empfindung; der geschmolzene Stoff dagegen führt zu einer sehr widerwärtigen, mit Abwehrreflexen einhergehenden brennenden, stechenden Empfindung.

Das Optimum zur Wahrnehmung der specifischen Eigenschaften von Riechstoffen liegt daher zwischen gewissen Wärmegrenzen, da die Riechstoffe innerhalb dieser Grenzen ihre specifische Wirkung erreichen, resp. bewahren.

Sowohl das Sinnesorgan, als auch die specifischen Eigenschaften der Riechstoffe fordern daher das Einhalten einer entsprechenden Temperatur.

Da eine Temperatur von 32—38° C. bezüglich der R. olfactoria und der R. respiratoria als indifferent betrachtet werden kann, habe ich die erwähnten Stoffe meistens innerhalb dieser Temperaturgrenzen angewendet, umsomehr, da bei diesen Temperaturen die specifischen Eigenschaften der Lösungen von der angegebenen Concentration keine nennenswerthen Veränderungen aufweisen.

Nur die Lösung von Pfeffermünzöl löst schon bei einer Temperatur von 34° C. sehr intensive Empfindungen aus; zu Beginn des Erwärmens steigert sich noch die kühlende Wirkung, doch treten dabei auch schon bohrende Schmerzempfindungen in den Vordergrund. Bei 45° C. vermindert sich die kühlende Wirkung bedeutend und lässt die Schmerzempfindung intensiver werden: der Riechstoff wirkt also schon als allgemeiner Nervenreiz, wobei die Thätigkeit des Riechorgans gar nicht mehr wahrgenommen wird. Bei 50° C. ist die kühlende Wirkung nur mehr an der hinteren Wand des Rachens fühlbar; vorne, in der R. respiratoria, wird diese Empfindung durch den starken Schmerz unterdrückt, resp. latent gemacht. Aus diesen Gründen durfte ich Lösungen des Pfeffermünzöles bei einer höheren Temperatur als 34° C. nicht verwenden.

Ueber meine Versuche habe ich ein detaillirtes Tagebuch geführt; es sollen hier daraus als Beispiel die auf einen der verwendeten Stoffe, nämlich auf das Eau de Cologne, bezüglichen Aufzeichnungen mitgetheilt werden:

2. Mai 1902. Versuch mit verdünntem Alkohol. (5 Theile 90%iger Alkohol auf 95 Theile 0,9%ige NaCl-Lösung.) Nachdem der Alkohol ein Bestandtheil des Eau de Cologne ist, muss derselbe als einer der Componenten der Reiz-

wirkung der Eau de Cologne-Lösung auch gesondert untersucht werden. Bei vornübergebeugtem Oberkörper und ohne die Nasenhöhle mit indifferenter Salzlösung angefülllt zu haben, in die Nase eingeführt, löst der Alkohol öfters Niessen aus und erweckt von dem Riechen des Alkohols an der Luft stammende, nicht ganz bestimmte Erinnerungen, auf Grund deren jedoch der Alkohol zu erkennen ist.

3. Mai 1902. Versuche mit 5 %iger Eau de Cologne-Lösung. Bei 17° C. sehr unangenehm, unerträglich; verursacht meistens Niessen.

Nach 2 Stunden ein weiterer Versuch mit 2,5 %iger Lösung bei 17° C. Bei vornübergebeugtem Oberkörper in die Nase direct eingeführt, entsteht eine eigenthümliche, zusammengesetzte Empfindung; zur bereits bekannten Wirkung des Alkohols gesellt sich noch ein anderer schwer zu bestimmender Reizzustand des Riechorgans, welcher eine neue Begriffsbenennung erfordern würde. Es ist möglich, dass nach gehöriger Einübung auch dieser Component der Empfindung zur Orientirung dienen kann. Bewegungen des Kopfes fördern die Orientirung nicht.

Eine Stunde später hat sich bei einem Versuch mit 2,5 %iger Lösung bei 37° C. keine specifische Empfindung gezeigt. Dagegen war eine verschwommene Geschmacksempfindung zu beobachten.

Eine halbe Stunde später führte die Wiederholung des Versuches zu unbedeutendem Schmerz, ohne dass indess Riechempfindung hätte constatirt werden können. Das Riechorgan kann den Reiz in dieser Form so zu sagen nicht verarbeiten; die Flüssigkeit ist nur bezüglich des Geschmacksorgans ein vortheilhaftes Vehikel des Reizes.

4. Mai 1902. I. Versuch mit 2,5 %iger Lösung, bei 18° C., bei vornübergebeugtem Oberkörper. Keine neue Beobachtung. Auch Kopfbewegungen ohne Resultat.

II. Versuch. 2,5 %ige Eau de Cologne-Lösung bewirkte bei 35° C. zu Beginn des Eingiessens (Nasenhöhle nicht vorbereitet) eine Geruchsempfindung; im weiteren Verlaufe der Anfüllung der Nasenhöhle verschwand diese Empfindung vollkommen.

III. Versuch. 2,5 %ige Lösung bei 35° C. in der Rückenlage, Kopf rückwärts herabhängend, ohne Vorbereitung der Nasenhöhle eingeführt. Geruchsempfindung nur während des Einströmens.

10. Mai 1902. 3 %ige Eau de Cologne-Lösung von 34° C., vornübergebeugter Oberkörper; unangenehmere Wirkung als bei der 2,5 %igen Lösung, aber keine specifische Empfindung. Oefters Niessen.

2 Stunden später, Versuch mit verdünnter Alkohollösung (3 Theile 90 %iger Alkohol auf 97 Theile 0,9 %ige NaCl-Lösung); die entstandene Empfindung unterscheidet sich genau von der gemischten Empfindung, welche Eau de Cologne auszulösen pflegt. Die Art der Reizung der Nervenapparate des N. trigeminus ist charakteristisch und gut unterscheidbar, z. B. von der durch Nelkenöl bedingten Tastempfindung.

17. Mai 1902. Versuche mit 3 %iger Eau de Cologne-Lösung bei 16,5, 37 und 40° C. Keine specifische Empfindung.

5. Juni 1902. Versuch mit 3 %iger Eau de Cologne-Lösung bei 21° C. Selbst direct applicirt, ist die Flüssigkeit als bekannt vorgekommen, obwohl

dieser neue Versuch nach längerer Pause vorgenommen worden war. Bei 40° C. Schmerzgefühl.

6. Juni 1902. Die Nase wird mit 32° C. warmer, 0,925 % iger NaCl-Lösung vorbereitet und hierauf 2,5 % ige Eau de Cologne-Lösung eingeführt. Es entsteht zunächst ein sehr unbestimmter Reizzustand des Geruchsorganes, welcher später bei zunehmender Concentration des Riechstoffes intensiver und leichter wahrnehmbar wird; schliesslich stellt sich Schmerz ein, welcher langsam jeden anderen Reizzustand unterdrückt.

Weiterer Versuch an der rechtsseitigen Nasenhälfte mit 2,5 % iger, auf 35° C. erwärmter Eau de Cologne-Lösung, bei vornübergebeugtem Oberkörper, nach Vorbereitung der Nasenhöhle. Bei entsprechender Concentration tritt eine combinirte Empfindung ein, bei deren Zusammensetzung auch ein specifischer Reizzustand betheiligt ist. Dieser Reizzustand hat eine vom reinen Geruchsgefühl abweichende eigenartige Färbung.

25. Juni 1902. Versuch nach Haycraft's Methode, mit 2,5 % iger Lösung, auf 30° C. erwärmt. Auf Grund früherer Erfahrungen, wiewohl etwas unbestimmt, aber dennoch erkennbar. Nach dem Versuch war es schwer, das Kölner Wasser beim Riechen an der Luft zu erkennen.

27. Juni 1902. Die erwärmte riechende Flüssigkeit bei vornübergebeugtem Oberkörper in die Nase direct eingeführt. Die Lösung wurde von einem Assistenten in einer Pipette mir in die Hand gegeben, ohne dass ich gewusst hätte, was für ein Riechstoff es sei. Zu Beginn des Einströmens tritt eine ziemlich lebhafte gemischte Empfindung auf, welche jedoch nach Beendigung der Anfüllung der Nasenhöhle verschwindet. Es war nicht möglich, genau zu bestimmen, ob es sich um Ylang-ylang- oder Eau de Cologne-Lösung handle.

Bezüglich aller anderen geprüften Riechstoffe, sowohl an bei mir selbst, als auch an Anderen angestellten Versuchen, wurden die Aufzeichnungen im Ganzen und Grossen in ähnlicher Weise gemacht.

IV. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse und Erwägung der Möglichkeit, in Wasser zu riechen.

Bei Erwägung der directen Wirkung riechender Flüssigkeiten muss in Betracht gezogen werden, dass das Geruchsorgan gegen das Eindringen von Flüssigkeiten ziemlich gut geschützt ist. Wenn daher ein Reiz von diesem Aggregatzustande das Riechorgan erreichen kann, so können einerseits einzelne der Reizcomponenten sowohl die Umgebung des Riechorgans, als auch dasselbe selbst reizen, andererseits aber können dieselben Componenten oder andere die Empfindlichkeit verändern.

Wenn auch osmotische Einflüsse und Temperaturwirkung ausgeschlossen sind, so verbleiben noch immer als Bestandtheile des

sehr zusammengesetzten Reizes: Die mechanische Wirkung der Flüssigkeit, die specifische Reizwirkung auf das Geruchsorgan und auch auf die Nervenapparate des N. trigeminus, ferner die Veränderung der Empfindlichkeit in Folge der starken Durchfeuchtung und der specifischen Reizwirkung.

Wird der Versuch mit körperwarmer isotonischer NaCl-Lösung begonnen, so verspüren wir keinen Schmerz, wenn wir die Flüssigkeit behutsam einführen. Es treten indess gewisse Paraesthesien auf, welche gewissen, aus dem Kreise der Geruchs- und Geschmacksempfindungen in ziemlich launenhafter Weise ausgewählten Qualitäten entsprechen. Aehnliche Empfindungen pflegen in manchen Fällen den Schnupfen zu begleiten. Wenn die Kochsalzlösung gewisse Gebiete, so z. B. die oberen hinteren Theile der Riechspalte oder überhaupt der Nasenhöhle erreicht, so ruft sie öfters Ekel hervor, so dass man, insbesondere wenn die Flüssigkeit in der Nasenhöhle in Bewegung kommt oder aber während des Herausfliessens derselben, leicht zusammenschauert. Die erwähnten Theile stellen jenes Gebiet vor, auf welches Zwaardemaker[1]) die Zone der „Odores nauseosi", der ekelhaften Gerüche verlegt. Die beobachtete Erscheinung kann daher auch ein Resultat der mechanischen Reizung dieses Gebietes sein. Die isotonische, an der Luft geruchlose Flüssigkeit vermag also vielleicht schon zu Folge ihres Aggregatzustandes einen gewissen Reiz auszuüben.

Mit an der Luft geruchlosen isotonischen Lösungen gewisser mineralischer Salze können auch solche Wirkungen erzielt werden, welche als heterologe Reizungen des Riechorgans selbst betrachtet werden müssen. Aronsohn[2]) erwähnt betreffs der 4,38 %igen $MgSO_4$-Lösung und der 1,46 %igen $NaHCO_3$-Lösung als in osmotischer Beziehung dem physiologischen Kochsalzwasser äquivalenten Flüssigkeiten, dass dieselben einander gleichende Geruchsempfindungen hervorrufen; diese hat er indess nicht näher beschrieben.

Aronsohn's Beobachtung kann ich auf Grund meiner mit diesen Lösungen angestellten Untersuchungen bekräftigen. Diese Flüssigkeiten, insbesondere die $NaHCO_3$-Lösung, erwecken eigenthümliche, bald an den Geruch des verpufften Schiesspulvers, bald an den des Schwefelhydrogens erinnernde Geruchsempfindungen. An der

1) l. c. S. 262 u. 263.
2) l. c. S. 334 u. 336.

Luft berochen, haben diese Lösungen keinen, insbesondere keinen den eben erwähnten ähnlichen Geruch; der durch die directe Einwirkung dieser Flüssigkeiten auf die R. olfactoria hervorgerufene Reizzustand kann daher als Parosmie angesehen werden. Schon diese Erscheinung an und für sich muss uns bei der Beurtheilung der directen Wirkung riechender Flüssigkeiten zur Vorsicht mahnen. Diese Wirkung kann in Form von Auslösung parosmatischer Empfindungen zum Ausdruck kommen, welche bei der Untersuchung der directen Wirkung riechender Flüssigkeiten als Versuchsfehler eine Rolle spielen können.

Wenn mit irgend einer riechenden Flüssigkeit Versuche angestellt werden, so ändert sich das Resultat je nach der Kopfhaltung und je nach dem Umstande, ob die riechende Flüssigkeit direct oder nur nach vorhergehender Vorbereitung der Nasenhöhle mit Kochsalzlösung in diese eingeführt wird.

Wird die riechende Flüssigkeit direct in die Nase gebracht, so entsteht meistens zu Beginn des Einströmens derselben eine Geruchsempfindung, welche Deutungen bezüglich der Qualität des Versuchsstoffes zulässt. Der Grund hierfür ist einfach darin zu suchen, dass Verschiebungen der Berührungsgrenzen der Flüssigkeit und der Luft, ferner zu Folge des Kampfes der Luft mit der Flüssigkeit entstehende Luftwirbel, das Geruchsorgan in gewohnter Weise reizen. Diese Geruchsempfindung stumpft sich jedoch bald ab und verschwindet schliesslich beim vollständigen Eindringen der Flüssigkeit, vorausgesetzt, dass die Haltung des Kopfes dem vollen Ueberschwemmen des Riechgebietes keine Hindernisse in den Weg setzte. Die Möglichkeit des Auftretens eines Nachgeruches ist jedoch nicht ausgeschlossen.

Aus den eben besprochenen Gründen können also zwei Umstände zu Irrthümern Veranlassung geben. Vor Allem kann nämlich leicht die Meinung entstehen, dass die Riechspalte bereits vollständig überschwemmt ist, während doch in Wirklichkeit hierzu noch gar keine Möglichkeit gegeben war. In solchen Fällen wird die Geruchsempfindung in gewöhnlicher Weise durch gasartige Stoffe ausgelöst; es wäre daher ein Irrthum, wollte man das Zustandekommen der Empfindung auf einen, durch die Flüssigkeit direct ausgelösten Reizzustand zurückführen.

Der zweite leicht irreführende Umstand ist die Möglichkeit, dass zu der vorausgegangenen Geruchsempfindung während der Anfüllung

der Nasenhöhle mit Flüssigkeit sich eine Nachempfindung zugesellt. Diese letztere kann irrthümlich für eine in Folge einer gleichzeitigen Reizung entstandene wahre Geruchsempfindung gehalten werden; sie ist jedoch vielleicht nichts Anderes, als das Nachklingen des durch die vorangegangene homologe Reizung ausgelösten Reizzustandes.

Nachdem, wie schon früher bewiesen, in der von Aronsohn angewendeten Stellung das Riechorgan nicht vollständig überschwemmt werden kann, erscheint es wahrscheinlich, dass die soeben besprochenen Erscheinungen Aronsohn zur Verwerfung des Weber'schen Satzes geführt haben[1]).

Vaschide's Verfahren[2]) gibt gleichfalls keine genügende Ueberzeugung dessen, dass bei seinen Versuchen die Riechspalte vollständig überschwemmt worden war. Es scheint nämlich, dass Vaschide sich auch mit dem theilweisen Untertauchen der Riechspalte begnügt habe. So schreibt er z. B.: „Dans nos expériences, outre la détermination de la topographie des cavités nasales, nous avions une preuve que la fissure olfactive était remplie d'eau, au moins en partie, dans le fait qu'une grande partie de liquide pénétrait dans la cavité buccale". Nach Vaschide's Verfahren kann die Riechspalte kaum mit Flüssigkeit vollständig überschwemmt werden, ausser es sollte der ganze Kopf mit abwärts sehendem Schädeldach völlig unter Wasser gebracht werden. Vaschide's Beschreibung gibt indess in dieser Hinsicht keine Aufklärung. Wird die Nase in die Flüssigkeit getaucht, so dringt die eingesogene Flüssigkeit auf dem geradesten und weitesten Wege durch die Choanen in die Mundhöhle, d. h. wenn nicht eben die Riechspalte der am tiefsten liegende Theil war, so sucht sich die Flüssigkeit ihren Weg eher durch den mittleren und unteren Nasengang, und

---

1) Aronsohn scheint nicht einen jeden seiner Versuche controlirt zu haben, er hat die Versuchspersonen gelegentlich auch sich selbst überlassen, wie das aus einer Bemerkung auf S. 328 l. c. geschlossen werden darf. Es ist nämlich dort von zwei Versuchspersonen die Rede, bei welchen das Eingiessen der riechenden Flüssigkeit ohne Erfolg war. Aronsohn entschuldigt sich gewissermaassen, indem er sagt: „dass auch die ... beiden ... wohl die in der Nase befindliche Flüssigkeit gerochen hätten, wenn sie die ihnen zusagende Concentration, Temperatur u. s. w. herauszufinden sich die Mühe gegeben hätten." Wenn jemand an sich selbst ohne Controle der Kopfhaltung experimentirt, kann er leicht in den Irrthum verfallen, den Kopf schon genügend gesenkt zu haben.

2) l. c. S. 166.

es kann eventuell in die Riechspalte, welche abseits von diesem geraden Wege fällt, Flüssigkeit gar nicht gelangen.

Wenn die Nasenhöhle mit physiologischer Kochsalzlösung vorbereitet wird, d. h. wenn wir während der Einführung der riechenden Flüssigkeit das durch Luftbewegung verursachte Auftreten der Geruchsempfindung vermieden haben, so ist die Möglichkeit des Entstehens eines Nachgeruches ausgeschlossen.

Sobald die riechende Flüssigkeit das die Nasenhöhle ausfüllende Salzwasser zu verdrängen beginnt, entsteht nach entsprechendem Vermischen der beiden Flüssigkeiten eine combinirte Empfindung, deren Qualität nicht genau bestimmt werden kann. Diese Empfindung erscheint uns zu Anfang, wenn uns noch die gehörige Uebung in der Beurtheilung mangelt, — gänzlich fremd und neu. Man hat den Eindruck, als wenn diese Empfindung das Resultat der Reizung eines neuen, uns bisher noch gar nicht bekannten Sinnesorganes wäre; wir können dieselbe gar nicht deuten und bei Beurtheilung der Qualität des Riechstoffes verwerthen.

An der Vermittlung dieser Empfindung nimmt vornehmlich die Innervation der R. respiratoria und der Riechspalte theil. Dementsprechend sind es vornehmlich gewisse Tastempfindungen und Reizzustände der R. olfactoria, welche als Componenten der erwähnten Empfindung betrachtet werden müssen. Ausserdem können wir manchmal auch eine sehr undeutlich ausgeprägte Geschmacksempfindung in der Gesammtempfindung entdecken, indess nur in Form einer schwachen Stimmung; diese ist nicht intensiver als jene paraesthetischen Reizzustände, welche manchmal auch in der Erinnerung flüchtig auftauchen können. Diese schwache, unbestimmte Geschmacksempfindung kann, wenn auch ganz allgemein in Voraus unberechenbarer Weise, manchmal auch dann auftreten, wenn bloss die Riechspalte und ein Theil der R. respiratoria überschwemmt sind, und die Flüssigkeit weder den Nasenrachenraum, noch den weichen Gaumen bereits erreicht hat, so dass von einer eventuellen directen Reizung der Geschmacksnervenapparate keine Rede sein kann. Diese Geschmacksempfindung pflegt übrigens unsere Aufmerksamkeit wenig in Anspruch zu nehmen, da die anderen Componenten der Gesammtempfindung mehr in den Vordergrund treten. Die Gesammtempfindung wird vornehmlich von Tastempfindungen beherrscht, welche aus dem Verzweigungsgebiete des zweiten

Astes des N. trigeminus (N. ethmoidalis, N. nasopalatinus, N. septi narium u. s. w.) entspringen.

Diese von dem N. trigeminus vermittelten Empfindungen orientiren uns zu Anfang, wenn die Versuche uns noch neu sind, überhaupt gar nicht über die Qualität des verwendeten Reizmittels.

Die Tastempfindungen, welche von den verschiedenen riechenden Flüssigkeiten ausgelöst werden und die Schärfe von Schmerzempfindungen erreichen können, stehen einander sehr nahe, bis wir sie einigermaassen zu unterscheiden nicht gelernt haben. Die Fähigkeit, Stoffe, welche eine gemischte Geruchsempfindung auslösen, zu erkennen und zu unterscheiden, kann ziemlich leicht erreicht werden, da wir die combinirten Eigenschaften solcher Stoffe von ihrem Beriechen an der Luft kennen, und wir, trotzdem auch die Flüssigkeit eine uns ungewöhnte Nebenwirkung hervorbringt, unsere Kenntnisse über den Stoff in kurzer Zeit zu verwerthen lernen. Dies habe ich unter Anderem bezüglich des Pfeffermünzöles beobachtet. Dieses Oel kann wegen seiner charakteristischen kühlenden Wirkung, welches auch noch auf 30° C. erwärmte Lösungen besitzen, zu Folge des Reizzustandes der Nervenapparate des N. trigeminus selbst ohne längere Uebung erkannt werden.

Durch wiederholte tägliche Vornahme der Versuche erlangen wir bezüglich der Schätzung der vom N. trigeminus vermittelten Empfindungen eine gewisse Uebung, daneben werden wir aber auch eines gewissen Reizzustandes der R. olfactoria gewahr. Die specifische Wirkung der riechenden Flüssigkeit steht jedoch nicht in geradem Verhältniss zu dem Molekülgehalt an riechendem Stoff derjenigen Flüssigkeitsmenge, welche eben die R. olfactoria bespült. Jedenfalls bringt die Flüssigkeit die Riechstoffpartikelchen in grösserer Dichte und Menge zur Riechgegend, als es die über dieselbe Flüssigkeit eingesogene Luft thun kann. Trotzdem aber kommen weder Intensität, noch Charakter des durch die Flüssigkeit hervorgerufenen Reizzustandes der Intensität und dem Charakter jener Empfindung nahe, welche beim Beriechen derselben Flüssigkeit an der Luft ausgelöst wird. Dieser durch die Flüssigkeit bedingte Reizzustand entspricht nicht dem wahren Begriffe der Geruchsempfindung; derselbe hat einen wenig ausgeprägten specifischen Charakter. Erst nach dem Abfliessen der Flüssigkeit und der sich anschliessenden reichlichen Verdunstung von den Wandungen der Nasenhöhle erfahren wir durch das Einathmen der geschwängerten Luft, was aus unserer

Empfindung fehlte. Durch dieses nachträgliche Riechen an der Luft gelangen wir aber — wie dies später noch erörtert werden soll — nur dann zu einer klaren Geruchsempfindung, wenn die Anfüllung der Nase mit der Flüssigkeit nicht allzu lange gedauert hat.

Dieser von der Einwirkung der Flüssigkeit auf das Geruchsorgan herstammende Reizzustand ist zu Folge seiner Verschwommenheit und der Abschwächung seiner Specificität schwer zu localisiren. Das Umhertasten in der Localisation legt auch der Bestimmung des Charakters solcher Empfindungen Schwierigkeiten in den Weg. Dieser Reizzustand zeigt dennoch eine gewisse charakteristische Färbung, welche indess in gewissem Maasse auf Irradiation und auf gleichzeitige Reizung benachbarter Gebiete zurückzuführen ist. Das Auftreten dieser Färbung habe ich bei meinen Schlussfolgerungen, betreffend das vollständige Ueberschwemmtsein der Riechspalte, zur Hülfe gezogen.

Dass an dem Entstehen der durch die Berührung mit der Flüssigkeit ausgelösten Gesammtempfindung auch das Geruchsorgan bis zu einem gewissen Grade betheiligt ist, geht auch schon daraus hervor, dass die Empfindlichkeit des Geruchsorgans in Folge der Reizwirkung Abänderungen erfährt.

Wurde mit irgend einem Riechstoff, z. B. mit Ylang-ylang, der Versuch angestellt, so zeigte sich, wenn das Ueberschwemmen der Riechspalte gelungen und der erwähnte Reizzustand charakteristischer Färbung aufgetreten war, nach Abfliessen der Flüssigkeit aus der Nasenhöhle die Empfindlichkeit des Geruchsorganes als stark herabgesetzt. Dies habe ich sowohl an Anderen, als auch bei mir selbst beobachten können, vorausgesetzt, dass die Reizwirkung der Flüssigkeit genug lang, z. B. 30—40 Secunden hindurch gedauert hat. Diese letztere Bedingung war zum Hervorrufen der Erscheinung unbedingt erforderlich. Die R. olfactoria ermüdet leicht unter der directen Einwirkung riechender Flüssigkeiten; eben desshalb musste ich in Fällen, wo die Versuchsperson nach dem Abfliessen der riechenden Flüssigkeit aus der Nase dem eben verwendeten Stoffe gegenüber ungetrübte Riechempfindlichkeit aufwies, mit Rücksicht auf die erwähnten Erscheinungen am vollen Gelingen des Ueberschwemmens der Riechspalte zweifeln. Diese Umstände bestärken mich auch im Anzweifeln dessen, dass in Vaschide's Versuchen das Riechorgan in der That vollständig überschwemmt worden wäre; noch mehr, da Vaschide angibt, dass bei seinen Versuchen nach

dem Abfliessen der Flüssigkeit aus der Nasenhöhle die Riechempfindlichkeit keineswegs merkbar berührt erschien.

Es war ganz auffällig, dass nach Anwendung von Ylang-ylang z. B. das Erkennen der Riechstoffe gleicher Classe durch Beriechen an der Luft überhaupt schwer gelang, dagegen war nach Einwirkung der Ylang-ylang-Lösung die Empfindlichkeit für Campher und Pfeffermünzöl nicht verloren gegangen. Dem gegenüber konnte nach der Einwirkung von Campher- oder Pfeffermünzöllösungen und nachdem die Abstumpfung der Empfindlichkeit dieser Stoffe gegenüber beim Beriechen derselben an der Luft sich bereits eingestellt hat, der feine Geruch des Ylang-ylang leicht erkannt werden. Aehnliches beobachtete auch Aronsohn mit Bezug auf Campher und Eau de Cologne[1]).

Es scheint daher, dass verwandte Gruppen oder zu derselben Classe gehörige Riechstoffe ihre Reizwirkung nach ähnlichem Mechanismus ausüben, und es ist kaum möglich, nach eingetretener Uebermüdung einen Unterschied zwischen diesen Mechanismen zu merken[2]).

Die Tastempfindungen und der Reizzustand des Geruchsorganes können nur nach entsprechender Uebung zur Erkennung der Riechstoffe benützt werden. Die Wirkungsart irgend welcher riechenden Flüssigkeit muss so zu sagen zuerst ausgeforscht werden; nur dann wird man befähigt, bei einem weiteren Versuche sich auf einzelne

1) l. c. S. 348.

2) Von den Ermüdungserscheinungen ausgehend, hält Aronsohn die Annahme verschiedener Geruchsnerven für berechtigt. Meiner Ansicht nach ist diese Folgerung noch weiter auszudehnen, indem wir annehmen müssen, dass diesen verschiedenen Nerven auch verschiedene Riechzellen entsprechen. Diese Annahme ist auch schon darum am Platze, weil, wie bekannt, der Nerv beim Mangeln eines Transformators unter den, verschiedenen Empfindungsqualitäten entsprechenden Reizwirkungen keine Auswahl treffen kann; zu einer solchen Thätigkeit ist unbedingt ein mehr ausgesprochener Zellcharakter erforderlich. Die Auswahl des zu verarbeitenden Reizes wird von den Riechzellen besorgt: diese Transformatoren, als Organe mit beibehaltenem Zellcharakter, sind der Ermüdung indess in erster Reihe ausgesetzt. Die Nerven selbst ermüden ja überhaupt nicht so leicht. Vor der Hand haben wir keinen Grund, von Unterschieden in der Structur der einzelnen Riechnervenbahnen zu reden, während bei den Riechzellen, bezüglich der mikrochemischen Reactionen und der Structur, gewisse Unterschiede glaubhaft erscheinen. Indess ohne hierauf Rücksicht zu nehmen, erscheint es aus den angeführten Gründen für richtiger, die Ermüdungserscheinungen in erster Reihe auf Veränderungen der Riechzellen zurückzuführen.

Componenten der Gesammtempfindung zurückerinnern zu können. Ohne einer solchen Erinnerung wäre aber unsere Orientirung bei einem späteren, etwa nach einigen Tagen vorgenommenen Versuche keineswegs verlässlich.

Welche Wichtigkeit der Uebung zugemessen werden darf, das habe ich sowohl an Anderen, als auch bei mir selbst erfahren. Anfangs, in den ersten Tagen, ja in den ersten Wochen, können die Versuchspersonen, wenn die Anfüllung der Nase gut gelungen ist, überhaupt keine Rechenschaft von den durch die Flüssigkeit ausgelösten Empfindungen geben. Eine meiner Versuchspersonen war nach einigen Wochen so weit zu bringen, dass sie nach der Anstellung von 8—10 Versuchen mit einem und demselben Stoffe angeben konnte, welcher Classe oder welcher Unterabtheilung der in der angewendeten Flüssigkeit gelöste Riechstoff hingehört, ob es ein allgemein gebräuchliches Parfum oder ätherisches Oel u. s. w. sei. Nähere Unterscheidung indess, z. B. Festsetzung dessen, ob der verwendete Stoff Ylang-ylang, Eau de Cologne oder Essbouquet gewesen sei, war noch nicht möglich geworden; diesbezüglich konnte der Betreffende nur Muthmaassungen aufstellen.

Eine andere Versuchsperson wieder konnte selbst nach öfter wiederholten Versuchen nicht weiter als zum Wahrnehmen von Tastempfindungen gebracht werden.

An mir selbst habe ich es mit Uebung so weit gebracht, dass ich gewisse Stoffe erkannte, bevor dieselben noch in irgend einer Richtung auch nur die geringste specifische Reizwirkung ausgeübt hätten können. Selbstverständlich wurde bei derartigen Versuchen die Wahl und das Erwärmen der riechenden Flüssigkeit, deren Einfüllung in die Burette u. s. w. von Anderen besorgt, ich hielt mich während dessen in einem anderen Zimmer auf, so dass ich von der Natur des zu verwendenden Stoffes in vornherein um so weniger orientirt sein konnte, als ich bis zur Einführung der Flüssigkeit und selbstredend auch noch später durch den Mund athmete. Bei solchen Versuchen füllte ich die Nase stets vorerst mit Salzwasser an und liess die mir unbekannte riechende Flüssigkeit erst dann vorsichtig in die Nase fliessen. Unter solchen Umständen konnte der Riechstoff zuerst nur mit der R. respiratoria in Berührung kommen. In ganz auffälliger Weise zeigte es sich hierbei, dass im Besitze eines gewissen Eingeübtseins schon auf Grund der Wirkung im Vestibulum einigermaassen Orientirung darüber zu gewinnen war,

zu welcher Gruppe der Riechstoffe manche der verwendeten Riechmittel hingehörten; doch war diese Orientirung keineswegs vollständig sicher. Die bei meinen Versuchen verwendeten Riechstoffe haben sich in dieser Hinsicht in ganz charakteristische Gruppen scheiden lassen. So war es z. B. schwer, Eau de Cologne von Ylang-ylang, Campher von Pfeffermünzöl, Nelkenöl von Origanumöl zu unterscheiden. Dagegen war es sehr leicht zu bestimmen, ob es sich um Nelkenöl oder Ylang-ylang, ebenso ob es sich um Campher oder Origanumöl, um Pfeffermünzöl oder Capronsäure-Lösung gehandelt hat.

Die Einübung im Erkennen der Riechstoffe verhält sich analog der Fähigkeit der Blinden, die, wie man es gewöhnlich zu sagen pflegt, mit Hülfe ihrer häufig wiederholten Tastversuche auch auf solche Eigenschaften mancher Gegenstände kommen, welche von einem Sehenden allein durch das Betasten nicht constatirt werden könnten. Der Blindgeborene kann sich jedoch den Begriff von Farbe nicht verschaffen. Analog hierzu lassen auch die Reizzustände, welche durch in Lösungen befindliche Riechstoffe erweckt werden, die ausgebreitete Färbungscala vermissen, welche wir beim Beriechen an der Luft kennen. Sind die charakteristischen Tastempfindungen nicht so intensiv, dass sie Schmerz bedingen, so können sie, mit Hülfe ihrer Irradiation, den Reizzustand der R. olfactoria verstärken. Dem letzteren gehen jedoch gewiss viele Qualitäten der reinen Geruchsempfindung und vornehmlich deren entsprechende Schärfe ab. Wenn aber aus einer zusammengesetzten Empfindung der eine oder der andere ihrer bekannten Componenten zur Geltung kommen kann, so vermag die Thätigkeit des Gehirns aus diesem Theil der Empfindung die Gesammtempfindung selbst aufzubauen. Dies kann vornehmlich im Functionskreise des Geruchssinnes geschehen, bei welchem Associationen mit besonderer Vorliebe und Leichtigkeit aufzutauchen pflegen. Bei der Auslösung solcher Associationsprocesse können vielleicht auch die Tastgefühle betheiligt sein.

Der specifische Component der Gesammtempfindung pflegt keine dem wahren Begriffe der Geruchsempfindung entsprechende Reinheit aufzuweisen. Eine derartige Empfindung dürfte dem Beute oder Nahrung u. s. w. suchenden oder dem fliehenden Thiere nicht von grosser Hülfe sein. Die Gesammtempfindung darf mit Rücksicht auf die Schärfe des specifischen Componenten einer solchen Geschmacksempfindung verglichen werden, zu welcher sich keine Geruchs-

empfindung gesellen kann. Wenn man beim Verkosten irgend einer Speise die Nase zuhält, so dass aus dem Munde und dem Rachen die mit Riechstoffen beladene Luft nicht von rückwärts her durch die Nase dringen könne, so verliert die bis dahin noch sehr gemischte Empfindung sofort vieles an Qualität und Färbung und wird sehr einförmig.

Zur Unterstützung des mit Bezug auf die Rolle des N. trigeminus bisher Angeführten soll noch bemerkt werden, dass die vermittelnde Thätigkeit dieses Nerven, wie bekannt, auch beim Beriechen mancher Stoffe an der Luft von Bedeutung ist. Chlor, Brom und andere Gase, sowie auch im Allgemeinen Stoffe von widerlichem Geruch, nehmen bei der Entfaltung ihrer Wirkung, zu Folge deren dieselben als eine besondere Gruppe von Riechstoffen betrachtet zu werden pflegen, — auch die Vermittlung des N. trigeminus in Anspruch. Die Orientirungsfähigkeit für diese Gerüche bleibt auch nach Lähmung des N. olfactorius bestehen, ja diese Fähigkeit kann selbst nach Lähmung des Geruchsnerven noch erlangt werden. Daher stammt wohl die irrige Meinung, dass die Zerstörung des N. olfactorius die Möglichkeit des Riechens noch nicht ausschliesst. Die Orientirung für einzelne Gerüche mag in solchen Fällen auf Einübung von solchen Empfindungen zurückzuführen sein, welche vom N. trigeminus vermittelt wurden; eine wirklich reine Geruchsempfindung kann indess natürlich nicht mehr zu Stande kommen.

Gewisse Riechstoffe, welche durch Vermittlung des N. trigeminus gemischte Empfindungen auslösen, haben auch auf den Organismus eine tiefdringende Wirkung. Eine solche ist z. B. die Wirkung auf das Athmen, wie das aus Kratschmer's[1]) und H. Beyer's[2]) Versuchen hervorgeht. Nach Beyer wirkte Moschustinctur auf die Athmungsbewegung von Kaninchen viel schwächer, wenn der N. trigeminus durchgeschnitten wurde; Essigsäure entfaltet eine besonders starke Wirkung nach Durchschneidung des N. olfactorius u. s. w. Diese Erscheinungen beweisen, dass der N. trigeminus an dem Verarbeiten der Riechreize, je nach der Art des Reizes, mehr — weniger Theil nimmt. Diese Betheiligung wird indessen nur durch Reizung

---

1) Ueber Reflexe der Nasenschleimhaut auf Athmung und Kreislauf. Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien Bd. 62 Th. 2. 1870.

2) Athemreflexe auf Olfactoriusreiz. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901 H. 3—4 S. 261.

grosser empfindlicher Flächen möglich. Selbst wenn man im Verlaufe einer längeren Reihe von Versuchen mit riechenden Flüssigkeiten schon ziemliche Uebung erlangt hat, bleibt die durch den N. trigeminus vermittelte Empfindung dennoch stets unbestimmt, und gibt bezüglich des Erkennens des Riechstoffes keine gehörige Orientirung, wenn z. B. nur das Vestibulum der Nase dem Reize ausgesetzt wird.

An der Hand eines gewissen, bereits erworbenen Grades von Eingeübtsein ist es möglich, einige grössere Gruppen der Riechstoffe von einander zu unterscheiden. Unsere Orientirung ist jedoch nur zum geringen Theile der Function des Geruchsorganes zuzuschreiben. Die Färbung des specifischen Reizzustandes erleidet eine Veränderung. Der in irgend einer Flüssigkeit aufgelöste riechende Stoff büsst von seinen charateristischen Eigenschaften ein, und es geht ihm die Hauptbedingung seiner Wirkung, nämlich die Energie der Verdunstung und der Diffusion ab.

Bei den meisten meiner Versuche war ich bemüht, die Wirkungsart riechender Luft wenigstens theilweise nachzuahmen, indem ich die Flüssigkeit, wie es im III. Capitel beschrieben wurde, in Bewegung brachte. Das Resultat war, dass die Orientirung nur in spärlichen Fällen eine bestimmtere Richtung erhielt. Da die Reizwirkung der sich bewegenden Flüssigkeit theilweise den bei homologer Reizung des Geruchsorganes stattfindenden Mechanismus nachahmt, so könnte man erwarten, dass der Reizzustand in Folge der Bewegung der Flüssigkeit selbst dann intensiver werden sollte, wenn das Mitreissen von Luftbläschen ausgeschlossen werden kann. Diese Verstärkung des Reizzustandes tritt jedoch überhaupt nicht regelmässig auf. Die Bewegung solcher riechender Flüssigkeiten, bei welchen die Auflösung des Riechstoffes eine unvollkommene war, entfaltet noch am ehesten eine Wirkung. Pfeffermünz-, Nelken- und Origanumöl geben mit Salzwasser theilweise Emulsion; während des Strömens dieser Flüssigkeit können sich bewegende Oelkügelchen mit der Oberfläche der Riechspalte in Berührung kommen, so dass vielleicht auch der Unterschied in der Oberflächenspannung zur Geltung kommen mag.

Eine weitere Frage ist nun, ob die Geruchsempfindung eine Veränderung erfährt, wenn die Riechstoffpartikelchen in Dampf oder Dunst gehüllt zu dem Geruchsorgan gelangen. Zur Klärung dieser Frage habe ich mit Nelkenöl-, Campher- und Ylang-ylang-Lösungen im

Dampfbad von + 45° C. Versuche vorgenommen. Die Lösungen habe ich aus Fläschchen von 50 ccm Inhalt gerochen, welche eine Oeffnung von 12—13 mm Weite hatten. Es zeigte sich, dass der specifische Charakter anfangs keine besondere Veränderung erlitt, und sich nur nach einiger Zeit abstumpfte, dann nämlich, wenn schon auf allen Theilen der Nasenhöhle Niederschläge des Wasserdampfes sassen, gewiss also auch die Cilien der Riechzellen einen solchen Belag aufwiesen. Betreffs der in Frage kommenden Riechstoffe war nur die Veränderung zu merken, dass die Fähigkeit, sich auf grössere Entfernung fühlbar zu machen, d. h. das Diffusionsvermögen geschwächt war, obwohl die erhöhte Temperatur (45° C.) für das Penetrationsvermögen eigentlich eine günstige Bedingung abgeben sollte. In einer mit sichtbarem Dunst erfüllten Atmosphäre wird der Geruch einer riechenden Flüssigkeit, welche wir an unseren Handflächen zerreiben, aus einer Entfernung von nur 20—30 cm, nur sehr spät oder gar nicht fühlbar, während doch in einer Atmosphäre mit normaler Feuchtigkeit die Geruchsempfindung bei solcher Distanz sehr bald einzutreten pflegt. Dieser Versuch muss daher den Gedanken erwecken, dass in einer mit Wasserdunst oder -Dampf gesättigten Atmosphäre die Riechpartikelchen bei ihren Bewegungen stets auf Hindernisse stossen, und dass diese Hindernisse eventuell genügen, um in einiger Entfernung von der Verdunstungsfläche die Bewegung der riechenden Partikelchen zu unterdrücken [1]).

In anderen Fällen habe ich in Zimmerluft von normaler Feuchtigkeit die Wirkung der aus den riechenden Lösungen entsteigenden sichtbaren Dünste und Dämpfe in Beobachtung gezogen. Diesbezüglich war im zweiten Abschnitt des III. Capitels schon Einiges erwähnt. Lässt man die Flüssigkeit in einer Eprouvette aufkochen und beriecht dann die während des Kochens aufsteigenden Dämpfe, so schwächt sich die reine Geruchsempfindung ab, und die Gesammtempfindung wird in ganz auffallender Weise jener Empfindung ähn-

---

1) Die von Aronsohn bezüglich der Rolle des Wassers beim Riechen erwähnte Erscheinung, dass nämlich die Blätter gewisser Kräuter, sowie auch bituminöse Mineralien nur nach Benetzung einen Geruch verbreiten, hat keinen Bezug auf das eben Gesagte und kann nicht zur Anfechtung des Weber'schen Satzes dienen. In Folge der Wirkung des Wassers kann in den Kräuterblättern Hydrolyse oder Oxydation, bei den Mineralien vornehmlich Oxydation u. s. w. erfolgen: diese chemischen Processe können dann zur Entstehung des Riechstoffes führen. (Zwaardemaker.)

lich, welche die Flüssigkeit selbst, bei Einführung in die Nasenhöhle, auszulösen pflegt. Wenn es sich um Stoffe handelt, welche schon unter normalen Verhältnissen die Nervenapparate des N. trigeminus zu reizen im Stande sind, wie z. B. das Pfeffermünzöl, so wird die Wirkung der heissen Dämpfe ungemein stark; es können auch sehr breit ausstrahlende, weitgehende Reflexe auftreten. Unter solchen Umständen nimmt das Pfeffermünzöl, welches von Zwaardemaker zu der Unterabtheilung C der Classe II. zugezählt wird, solche Eigenschaften an, welche diesen Stoff eher den sog. widerlichen Riechstöffen angliedern.

Mit der Abkühlung kehren die ursprünglichen Eigenschaften der Lösung wieder zurück; die Intensität des von ihr verbreiteten Geruches ist kaum, ihr specifischer Charakter gar nicht geschwächt.

Die Beweglichkeit der riechenden Partikelchen wird in sichtbaren Wasserdämpfen schwächer; im Wasser kommt sie gar nicht mehr zur Geltung. Die Bewegung kann nur von den Berührungsflächen der Flüssigkeit und der Luft ausgehen, wie dies die bekannten eigenthümlichen Bewegungen von Camphertheilchen auf der Wasseroberfläche zeigen. Der Campher muss indess an die Oberfläche des Wassers kommen, um sich bewegen zu können. Ein in die Flüssigkeit versunkenes Riechpartikelchen hat daher mit Bezug auf das Geruchsorgan nur eine potentielle Energie.

Der Riechstoff kann also, wie dies aus dem Charakter der ausgelösten Gesammtempfindung, sowie aus den Verhältnissen des Aggregatzustandes übereinstimmend folgt, in Form von Flüssigkeit in die Riechspalte gebracht, nur als heterologer Reiz des Geruchsorgans wirken.

Von heterologen Reizen ausgelöste Empfindungen können zur Erklärung der Thätigkeit irgend eines Sinnesorgans nicht benützt werden. Es wäre daher nicht zweckmässig, den E. H. Weber'schen Satz, welcher zur Erklärung des reinen Begriffes der Geruchsempfindung dient, zu verwerfen, wenn auch Weber zu der Aufstellung desselben an der Hand von unter keineswegs günstigen Bedingungen angelegten Versuchen gelangt war.

Der das Geruchsorgan dick überziehende Schleim legt den Riechpartikelchen Hindernisse in den Weg. Es bedarf besonderer Einrichtungen, damit der Reiz durch diesen dicken Schleim bis zum

Geruchsorgan vordringen könne. Darauf weisen wenigstens die von Jagodowski[1]) an Hechten vorgenommenen histologischen Untersuchungen. Nach Jagodowski sind die in den Falten der Riechschleimhaut tiefliegenden Riechzellen des Hechtes von einer derart dicken Schleimschicht bedeckt, dass der Reiz kaum zu den Riechzellen gelangen könnte, wenn die „Riechgeisseln“, welche er als Nervenfäden betrachtet, nicht die Uebertragung des Reizes möglich machen würden.

Bei den Wasserthieren kann von einer Geruchsempfindung in dem Sinne, wie bei den makrosmatischen Thieren, keine Rede sein. Bezüglich der Beurtheilung der „Geruchsempfindung“ der Ersteren mag es genügen, auf die Untersuchungen W. Nagel's[2])[3]) hinzuweisen, der seine Auffassung der Frage durch Aufstellung des Begriffes des „chemischen Sinnesorganes“ ausdrückt.

Es soll hier bemerkt werden, dass die von Aronsohn bezüglich der „Geruchsempfindung“ der Fische angestellten Versuche von einer derartigen Fähigkeit dieser Thiere nicht überzeugen können. Um das Riechvermögen der Fische zu prüfen[4]), hat er Goldfischen Ameiseneier gereicht, welche mit Nelkenöl oder Tinctura asae foetidae stark durchgetränkt waren. Nach Berühren dieser sonst gerne genommenen Beute entfernten sich die Fische rasch von derselben. Aronsohn folgerte aus dieser Erscheinung, dass das Geruchsorgan der Thiere eine Reizung erfahren habe, was er übrigens auch dadurch bewiesen meinte, dass die Fische nicht nur nach der Berührung der Lockspeise, sondern öfters schon in einer Distanz von einigen Millimetern zu dieser Kehrt machten.

Aus diesen Erscheinungen könnten wir indess mit demselben Rechte auf Tastempfindlichkeit schliessen, wie dies Aronsohn mit Bezug auf die Geruchsempfindlichkeit gethan. Das aus den Ameiseneiern herausdiffundirende, die Lockspeise einige Millimeter breit umgebende Nelkenöl (oder der Alkohol) kann auch durch Vermittlung der Tastorgane Vertheidigungsreflexe erwecken. Wenn z. B. auf die Haut eines Frosches in der Umgebung des Afters 0,1 %ige Nelkenöl-

---

1) Zur Frage nach der Endigung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. 19 (11) S. 257. 1901.

2) l. c.

3) Versuche zur Sinnesphysiologie von Beroë ovata und Carmarina hastata. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 54 S. 165. 1893.

4) l. c.

lösung oder nur schwachriechende Vanillinlösung aufgetropft wird, reibt er mit seinen Füssen die Flüssigkeit erregt von sich ab, gerade so, als ob wir eine Säure auf seine Haut gebracht hätten.

Nagel erwähnt vom Dytiscus marginalis, dass dieser Käfer Fleisch auf eine grössere Entfernung als 1 cm nicht mehr wahrnimmt. Die von Aronsohn beobachteten Fische bemerkten die widerlichen Eigenschaften ihrer Speise nur in einer Entfernung von einigen Millimetern. Einem Sinnesorgan, welches ein Reizmittel nur aus so geringer Entfernung wahrnimmt, fehlen die charakteristischen Eigenschaften eines selbstständigen Geruchsorgans, d. h. die Fähigkeit, gewisse Stoffe aus grosser Entfernung zu erkennen. Diese Fähigkeit kann nur beim Riechen an der Luft zur Geltung kommen.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Universität Breslau.)

Beiträge zur Lehre von der Diurese.

VII.

Die Diurese bei Abflusserschwerung.

Von

Wilh. Filehne u. Dr. **W. Ruschhaupt,** weil. Assistent des Institutes.

Wiederholt ist die Bedeutung verhinderten Harnabflusses auf die Nierenfunction untersucht worden. Von älteren Experimentatoren waren aber stets schlechtweg pathologische Verhältnisse gesetzt worden. In jenen bekannten Versuchen von M. Hermann (1859 und 1861), C. Ludwig und R. Heidenhain, in denen die Höhe des Secretionsdruckes im abgeschlossenen Ureter manometrisch gemessen ward, sind offensichtlich die Verhältnisse pathologisch.

Gottlieb und Magnus[1]), die neuerdings in einer gemeinsamen Arbeit die gleiche Versuchsanordnung benutzten, kommen (in physiologischer Beziehung) zu der Ueberzeugung, dass bei der durch Salze und Coffeïn bedingten Diurese zwischen dem Drucke in den Glomerulusschlingen und dem Ureterendrucke, also dem Abscheidungsdrucke, sicherlich nicht jene ausschlaggebende Beziehung besteht, welche die Filtrationshypothese annimmt. Vielmehr ist die Zusammensetzung des in die Nieren einfliessenden Blutes, sein Gehalt an harnfähigen Stoffen (und harntreibenden) das wirklich Entscheidende. Aber in ihren Versuchen finden sie die Steigerung des Ureterendruckes bei Diurese nicht stets und vermissen überhaupt eine Gesetzmässigkeit hierin. Daher sehen sie ihn — bei der benutzten Versuchsanordnung (Verhinderung des Abflusses) — als abhängig von zwei Variabeln an: die eine Variabele ist der Secretionsdruck — die andere jener pathologische Factor, der in der Stauung gegeben ist und schliesslich zu Oedem der Niere und ihrer Umgebung führt.

---

1) Gottlieb und Magnus, Archiv f. exper. Pathol. u. Pharmak. Bd. 45 S. 248.

Sonach könnte das Bestreben, den Einfluss verlangsamter Strömung innerhalb physiologischer Bedingungen zu prüfen, wohl als berechtigt angesehen werden. Denn thatsächlich setzen sich schon in der Norm dem Fliessen des „Harnes“, von den Bowman'schen Kapseln an, physikalische Widerstände, wenn auch geringen Grades, entgegen, die — wie nicht näher ausgeführt zu werden braucht — physiologisch veränderlich sind. Jedes Mal nun, wenn z. B. diese Widerstände zunehmen, muss sich in den Strömungsverhältnissen der die gewundenen Kanälchen passirenden Flüssigkeit etwas ändern. Zweifellos entsteht im ersten Momente eine Verzögerung der Strömung und eine Zunahme des Flüssigkeitsdruckes stromaufwärts von dem Widerstande. Was dann geschieht, bleibt zu untersuchen; und wie die erste, soeben genannte Aenderung und die Folgezustände auf die Zusammensetzung des Harnes wirken, ist trotz Lindemann[1]), Pfaundler[2]) und Schwarz[3]) noch nicht klargestellt. Pfaundler gibt an, dass die Erschwerung des Harnabflusses — bei Hunden und Menschen — bestehend in zeitweiliger wiederholter kürzerer Verhinderung — Absperrung des Ureters — zu einer gewissen Vermehrung der Harnabsonderung führe. Daraufhin veröffentlichte Schwarz seine Befunde, die er über die Veränderung des Harnes nach Ureterbelastung gemacht hatte. Auch er findet Harnvermehrung und gleichzeitige Abnahme des Procentgehaltes an Chloriden im Vergleiche zur Normalseite. Er benutzte eine andere Methode als Pfaundler, und zwar eine, die schon früher Lindemann angegeben hatte. Dem Harn stellt sich dabei der Druck einer Oelsäule entgegen. Wenn sich unter der Oelschicht eine bestimmte, beliebig zu wählende Harnmenge angesammelt hat, also die Oelsäule etwas höher angestiegen ist, entleeren beide Untersucher den Harn und wiederholen dies eine längere Zeit hindurch. Wie man hieraus ersieht, steht der Harn unter wechselndem Drucke. Langsam steigt die Oelsäule an, also langsam erhöht sich der Druck, um beim Ablassen des Harnes schroff abzufallen. Entgegen den Angaben Schwarz' hatte Lindemann Harnverminderung und Gleichbleiben der Kochsalzprocente auf beiden Seiten gefunden. Diesen Gegensatz zu seinen Versuchen glaubt Schwarz in einer stärkeren Ureterenbelastung, die Lindemann anwandte, sehen zu müssen.

1) Lindemann, Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie Bd. 21.
2) Pfaundler, Hofmeister's Beiträge zur chem. Physiol. Bd. 2 S. 336.
3) Schwarz, Centralbl. f. Physiol. Bd. 16 S. 281. August 1902.

Wir benutzten eine andere, später genauer zu schildernde Methode, bei der der Druck constant blieb und der Harn während der ganzen Versuchsdauer abtropfen konnte. Dabei zeigte sich stets eine Verminderung der Harnmenge im Vergleiche zur Normalseite. Wurde der Widerstand aber beseitigt, so nahm die Menge des Harnes bedeutend zu, was übrigens schon M. Hermann richtig angegeben hat, und dabei sank auf dieser Seite — im Vergleiche zur anderen Seite — der Procentgehalt.

So, wie es von Lindemann, Pfaundler und Schwarz auch geschah, übten wir am selben Thiere gleichzeitig die Controle an einer Normalniere, d. h. die eine Niere erfuhr den Widerstand, die andere nicht. Die Folge dieses Vorgehens ist selbstverständlich, dass die „Normal"-Niere keine Normalniere mehr ist, sobald die „Widerstands"-Niere einen vom Normalharn in Menge und Zusammensetzung erheblich abweichenden Harn zu liefern beginnt. Denn dann tritt die andere, d. h. die sogenannte Normalniere vicariirend ein. Unter Beachtung dieser Verhältnisse ist der Experimentator in der Lage, den Widerstand so abzustufen, dass die Versuchsbedingungen noch als physiologische und nicht als pathologische zu bezeichnen sind. So experimentirten wir denn in der Weise, dass bei starker Diurese die Widerstandsniere eine erhebliche Harnmenge lieferte, die das Bestreben zeigte, der Harnmenge der Normalniere gleichzukommen, wie das z. B. im Protokoll III näher belegt ist, während bei schwacher Diurese die Harnabsonderung nicht ganz aufhören durfte.

Uebrigens diente auch einige Mal der vor Beginn der Widerstandseinschaltung gewonnene Harn (beiderseits) als wirklicher Normalharn zur Controle. Wollte man „wirklichen" Widerstandsharn haben, so hätte man beiderseits Widerstände einschalten müssen, was ein Mal auch geschehen ist. (XV.)

Die festgestellten Thatsachen sind nun folgende:

Die Harnmengen auf der Widerstandsseite sind stets vermindert. Und ferner:

Bei der Kochsalzdiurese zeigte es sich, dass der Procentgehalt des Harnes beiderseits oft gleich war, manches Mal erhöht auf der Widerstandsseite, aber nie erniedrigt. Während der Diurese, des Einlaufes der Lösung, wird der Gegendruck besser überwunden als in den Pausen. Nach Beseitigung des Gegendruckes sondert die belastet gewesene Niere fast immer mehr Harn ab als die Normalniere.

Der Procentgehalt an Kochsalz ist dann verringert gegenüber dem Harne der Normalniere.

Bei der gewöhnlichen Glaubersalzdiurese scheidet die belastete Niere stets relativ mehr Glaubersalz aus. Der Procent-Kochsalzgehalt ist geringer als auf der Normalseite.

Bei Wasserdiurese bleibt beiderseits trotz einseitiger Belastung der Procent-Kochsalzgehalt derselbe.

Bei gemeinsamer Kochsalz-Glaubersalzdiurese ist der Procent-Glaubersalzgehalt erhöht auf der Widerstandsseite gegenüber der Normalseite, der Procent-Kochsalzgehalt ist meistens gleich.

Bei den Glaubersalzversuchen am kochsalzreichen Thier zeigte sich, dass der Procentgehalt an NaCl zunächst auf der Widerstandsseite höher war, dass aber nach einiger, verschieden langer Zeit das Glaubersalz, welches anfangs in verminderter relativer Menge im Vergleiche zur Normalseite im Harn war, die Oberhand gewann und in vermehrter Procentmenge ausgeschieden wurde. Dann aber sank auf der Widerstandsseite der Procentgehalt an NaCl unter den der Normalseite.

Bei den umgekehrt angestellten Versuchen — Kochsalzdiurese am glaubersalzreichen Thiere — hatte Glaubersalz stets den Vorsprung. Es wurde in vermehrter Procentmenge auf der Widerstandsseite ausgeschieden, während das Kochsalz, das anfänglich und vorher in geringerer relativer Menge im Harn vorhanden war, beiderseits in gleichem Procentgehalt ausgeschieden wurde. Die Diuretinversuche am wasserreichen Thier zeigten, dass der Harn bei Gegendruck auf der Höhe der Diuretinwirkung relativ mehr Kochsalz als der Harn der Normalseite enthielt.

Die Diuretinversuche am kochsalzreichen Thier ergaben kein wesentlich anderes Resultat als die gewöhnlichen Kochsalzversuche.

Der Harn zeigte in seiner procentischen Zusammensetzung bei verschiedenartig vorbereiteten und verursachten Diuresen gesetzmässige Aenderungen, wenn der Widerstand eingeschaltet war. Bei dem Versuche, derartige Aenderungen zu erklären, d. h. den Mechanismus ihres Entstehens klarzulegen, hat man offenbar mit folgenden Möglichkeiten sich abzufinden: Entweder wird der Harn geändert abgesondert oder der in gleiche Zusammensetzung wie auf der normalen Seite producirte Harn wird in anderer Weise durch die Epithelien der Canälchen modificirt als der der Normalniere, oder Beides findet statt. Diese Aenderungen in Abscheidung und Modification auf der

Widerstandsseite könnten verursacht sein: entweder durch die Verlangsamung des Fliessens oder durch den gesteigerten Druck auf Glomerulus oder Epithelien. Mit letzterem Erklärungsmotiv wird man allen Grund haben, äusserst vorsichtig umzugehen: Wollte man etwa davon sprechen, dass die Epithelzellen der Canälchen durch den gesteigerten Druck platt gedrückt und weniger functionsfähig im Secerniren, Resorbiren oder weniger geeignet für Diffusion seien, so lehrt das fast völlige Gleichwerden der auf beiden Seiten abgeschiedenen Harnmengen auf der Höhe der künstlichen durch Salze u. s. w. hervorgerufenen Diurese, dass vorher die secernirenden Elemente nicht erheblich geschädigt gewesen sein können. Wohl aber ist die Verminderung des aus den Malpighi'schen Körperchen kommenden Flüssigkeitsstromes erklärbar, gleichviel, ob der Widerstandsdruck einer Filtration oder einer Secretion hinderlich wäre. Die Verminderung der Harnmenge auf der Widerstandsseite kann also auf Druck und für Den, der eine spätere Rückresorption (oder Rückdiffusion) von Wasser leugnet, nur auf Druck zurückgeführt werden, ob nur bezüglich des Glomerulusstromes oder auch bezüglich einer Secretion der Canälchen, wäre eine weitere Frage. Was aus dem Drucke nicht erklärt werden kann, muss auf die Verlangsamung des Fliessens bezogen werden.

Wir werden nun sehen, dass nach intravenöser Infusion einer Glaubersalzlösung auf der Widerstandsseite der Procentgehalt des Harnes an aufgenöthigtem Salze deutlich steigt; aber doch bleibt in Anbetracht der Verminderung der Harnmenge die absolute Menge hier ausgeschiedenen Sulfats gegen die Leistung der Normalniere zurück. Mancher wird dieses Sulfatdeficit der Widerstandsseite auf Rechnung einer Rückdiffusion nicht bloss von Wasser, sondern auch von Sulfat setzen wollen, die hier bei langsamerem Strome gründlicher ausgeführt werden könne als im reissenden Strome der anderen Seite. Wem dies nicht sympathisch ist, der lasse vom Glomerulus weniger Blutwasser filtrirt sein, da der Druck die Filtration erschwere; dann wäre für ihn nur so viel Wasser resorbirt, als dem procentualen Ueberschusse an Sulfat auf dieser Seite entspricht. — Und andererseits hat auch Derjenige, der nur Secretion gelten lässt, es leicht: Der Widerstandsdruck vermindert z. B. durch Compression der Glomeruli und dadurch bedingte Beeinträchtigung der Blutdurchströmung die Secretion von den Malpighi'schen Kapseln — daher Abnahme der Urinmenge —, während die secernirenden Epithelzellen der Canälchen zwar etwas gedrückt, aber doch nicht gehindert werden,

weiter secernirend Sulfat zu eliminiren — daher Ansteigen des Procentgehaltes wegen Verminderung des Spülwassers und so auch Abnahme der absoluten Menge des abgeschiedenen Sulfats.

Neben dem Sulfat wurden die Chloride bestimmt. Die Thiere, so, wie sie zum Versuche kamen, waren meist alle kochsalzarm, da sie mit kochsalzarmem, wasserreichem Futter ernährt wurden. Jedenfalls wurden sie es im Verlaufe des Versuches, da durch den Harn beträchtliche Mengen an Chloriden ausgeführt wurden. Der vor dem Versuche oft näher untersuchte Harn enthielt gewöhnlich wenig Chlorid, welche Thatsache immerhin einigen Einblick in den Kochsalzbestand des Gesammtorganismus bietet. Durch Pototzky's Arbeit (Beitrag III Bd. 91 S. 584) war festgestellt, dass bei Glaubersalzinfusion während der Diurese relativ mehr Kochsalz ausgeführt wurde als vorher. Welchen Einfluss hat nun hier die einseitige Einschaltung eines Widerstandes?

In dieser Hinsicht ergibt Protokoll 10 (VI) Folgendes:

Beiderseits stieg der Procentwerth an Chloriden an, um später wieder abzusinken. Während jedoch anfangs auf der Widerstandsseite nur ein geringer Zuwachs war, stieg auf der Normalseite dagegen der relative Gehalt an Chloriden ganz wesentlich an, so dass der Procentgehalt auf der Widerstandsseite geringer war. Also fällt es der Widerstandsniere leichter, mit dem dem Organismus nöthigen Salze sparsam umzugehen. Im Sinne der Resorptionisten kann die Niere bei langsamerem Fliessen des Harnes das Salz besser zurückresorbiren, in dem der Secretionisten kann dieses gründlicher zurückgehalten werden. Erstere Erscheinung gibt auch Cushny[1]) in einer kurzen Notiz an. Er als Resorptionist findet darin einen strengen Beweis für die Richtigkeit der von ihm vertretenen Lehre. Aber man sieht: Derartige Thatsachen können gedeutet werden, wie man will.

Besprechen wir jetzt die Resultate unserer Versuche bei Wasserdiurese. (Einbringung von Wasser in den Magen.) Auf der Widerstandsseite ist der Procentgehalt an Chloriden ebenso gross, d. h. so niedrig, wie auf der normalen, was übereinstimmt mit Lindemann's Angaben, der aber die freiwillige Harnabsonderung untersuchte. Die Antiresorptionisten werden keinen Grund sehen, warum dies überhaupt anders sein sollte: Der

1) Cushny, American journal of physiology vol. 6. 1902.

Widerstand vermindert die Abscheidung und ein leichter Chloridgehalt bei normalem Chlorbestand des Körpers sei natürlich und unvermeidlich. So werde in der Bowman'schen Kapsel die Flüssigkeit abgeschieden, beiderseits qualitativ gleich, frei in grösserer, bei Widerstand in geringerer Menge. Diejenigen dagegen, die im Glomerulus ein blosses Filter sehen, müssen dort oben eine etwa 0,6 %ige Chloridlösung in's gewundene Canälchen einfliessen lassen, gleichviel, ob sie durch den eingeschalteten Widerstand in verminderter Menge erscheint oder nicht. Um hieraus einen z. B. 0,04 % Chlorid haltigen Harn entstehen zu lassen, müssen die Epithelien der Canälchen, selbst wenn sie angesichts der allgemeinen Wasserüberschwemmung des Organismus auf Wasserzurücknahme ganz verzichten, doch $^{15}/_{16}$ der vergeudeten Chloride zurückholen. Würde durch Wassertrinken das Blut reicher an Wasser, ärmer an festen Bestandtheilen (Trockenrückstand), speciell an Kochsalz, so wäre die Zurückholung erklärbar; aber dies findet bekanntlich [1]) nicht statt. Vielmehr ist die Ursache der renalen Wasserausscheidung offensichtlich darin zu suchen, dass die Niere darauf eingerichtet ist, eine Verwässerung des Blutes zu verhüten, sie reagirt auf das Differential der Wasserzunahme, auf das Gefälle. Physikalische Motive für ein Zurückholen von Kochsalz aus der abgeschiedenen Flüssigkeit sind also im Blute nicht vorhanden, geschweige denn, um ca. 93 % des unzweckmässig ausgeschiedenen Kochsalzes zurückdiffundiren zu lassen. Es muss also auf „vitale“ Hülfsmittel recurrirt werden: eine active Resorption, und zwar eine Resorption, die Rücksicht auf die Bedürfnisse, auf die Interessen des Organismus nimmt: sozusagen eine Intelligenz der Epithelzellen des gewundenen Canälchens. Läge es da nicht näher, dem Gesammtorganismus oder der Niere die Intelligenz zuzutrauen, das Kochsalz zurückzuhalten, und nicht erst hinauszuwerfen, wenn es doch gleich darauf wieder zurückgeholt werden muss. Und dass auf der Seite des rapiden Fliessens nicht mehr an Chloriden der Rückresorption entgeht als auf der Widerstandsseite, ist also völlig reglementswidrig, unerklärlich. Etwa hier den Druck als schädlich und bei jeder anderen Gelegenheit die gleichzeitige Verlangsamung des Fliessens als förderlich zu bezeichnen, geht nicht an. Fände die Rückresorption thatsächlich hier in Bezug auf die Chloride in den gewundenen Canälchen statt,

1) R. Heidenhain, Pflüger's Archiv Bd. 43 Suppl. S. 54. 1888.

so läge die Sache jetzt dunkler denn je. Bildet dagegen bei normalem Kochsalzbestande des Organismus, d. h. der anderen Gewebe und des Blutes, das Kochsalz einen integrirenden, irgendwie fixirten Bestandtheil dieses letzteren, so ist die sparsame Zurückhaltung, die ihn trifft, und die fast vollständige Chlorlosigkeit des Urines bei Kochsalzhunger des Organismus verständlich, und der Mechanismus dieser Zurückhaltung ist ein klar präcisirtes Problem. Bei dem heutigen Stande der Kenntniss der Nierenfunction ist die Absonderung eines vermehrten, diluirten Harnes nach reichlichem Wassergenuss mit der Lehre von der Filtration und Rückdiffusion, ja selbst Rückresorption unvereinbar.

Wenn auch in nicht so aufdringlich überzeugender Weise wie für die Wasserdiurese, so erweist sich doch bei genauerem Zusehen auch für die normale Harnabsonderung die Lehre von der Rückdiffusion als unvereinbar mit den Gesetzen der Osmose, wie sie heute erkannt sind. Im Blute der Nierenarterie herrscht osmotisches Gleichgewicht (von dem Stoffaustausche, der durch das Leben und Absterben der Blutkörperchen u. s. w. bedingt wird, kann hier abgesehen werden). Bekanntlich sind die rothen Blutkörperchen eines der empfindlichsten Reagentien für osmotische Druckschwankungen; ihr Normalbleiben beweist, dass zwischen dem Plasma und den körperlichen Bestandtheilen des Blutes keinerlei osmotische Spannung besteht. Fände nun wirklich durch die Glomerulusschlingen hindurch eine Filtration statt, so träte eine Flüssigkeit, eine Salzlösung von demselben osmotischen Drucke heraus, wie er den zurückbleibenden rothen Blutkörperchen und dem übrigen zurückbleibenden Blute eigen ist. Unmittelbar danach, wenn das Filtrat, sei es mit dem Blutreste, dem es entstammt, sei es mit unvermindertem Nierenarterienblut, durch Epithelzellen, Basalmembran und Capillarwand hindurch in Beziehung tritt, kann daher kein Diffusionsstrom entstehen, der Wasser oder unter anderen Umständen Salze aus der Salzlösung zum Blute führen könnte. Die bei der angeblichen Filtration zurückgebliebenen Eiweissstoffe, gleichviel ob echt gelöst oder nicht, ob in chemischem Zusammenhange mit krystalloiden Substanzen oder nicht, könnten hieran — bei dem verschwindend geringen Einfluss, den Eiweiss auf osmotischen Druck hat — durchaus nichts ändern, und hierin liegt nunmehr die Aufklärung für den seiner Zeit begreiflichen Irrthum C. Ludwig's,

der annahm, dass unter Umständen im Blute circulirendes Eiweiss Kochsalz aus der abfiltrirten Flüssigkeit an sich ziehe. Wären solche elective Affinitäten vorhanden, so hätten sie schon im Glomerulus den Austritt des Kochsalzes verhindern müssen.

Wir werden daher bei den ferneren Discussionen ein Statthaben einer derartigen Rück diffusion ausser Betracht lassen dürfen und werden im Zusammenhange mit der Filtrationstheorie nur noch mit der Frage einer „Rück resorption" uns abzufinden haben.

Das Gegenstück zu unseren Versuchen mit Wasserdiurese bilden die mit Kochsalz angestellten. Es ist vielleicht nicht überflüssig, es auszusprechen, dass Wasser- und Kochsalzdiurese nicht in eine unrichtige Analogie zu einander gesetzt werden dürfen.

Harnfähiges Wasser, d. h. überflüssiges, der Excretion zu überlassendes, kann die Niere fast ganz ohne Kochsalz ausscheiden. Harnfähiges, d. h. überflüssiges, nicht irgendwie fixirtes Kochsalz kann aber nur in Begleitung von mindestens 96—99 % Wasser abgeschoben werden. Wenn ein in Bezug auf Wasser und NaCl völlig normales Thier pro Kilogramm Körpergewicht 50 ccm Wasser in den Magen erhalten hat, so dauere es beispielsweise 3 Stunden, bis es eine Harnmenge von ebenfalls 50 ccm pro Kilogramm abgegeben hat, in denen 0,1 % NaCl, also 0,05 g pro Kilogramm, enthalten seien. Jetzt ist nun der durch 50 ccm Wasser verursachte Kochsalzraub nicht etwa in der Weise zu deuten, dass 0,05 g Kochsalz das Aequivalent für 50 ccm Wasser wäre in dem Sinne, dass das Thier pro Kilogramm ebenfalls 50 ccm Harn (Wasser) geliefert hätte, wenn man statt dieses Wasserquantums ihm 0,05 g NaCl gereicht hätte. Vielmehr haben 50 ccm Wasser einen sehr grossen diuretischen Effect und 0,05 g NaCl einen minimalen diuretischen Effect. Um den gleichen Erfolg zu erzielen, hätten hier viel grössere Mengen Kochsalz gereicht werden müssen. Trotz dieser thatsächlichen Verschiedenheiten beider Diuresearten muss für die Filtrations-Resorptionstheorie der Vorgang bei beiden im Princip der gleiche sein. Das Wasser kommt beide Male in gleichen Mengen als Blutwasser aus dem Filter; nur wird das eine Mal mehr Kochsalz, das andere Mal mehr Wasser zurückgeholt. Für die Secretionisten dagegen wird das eine Mal (wie wir es ausdrückten) harnfähiges Wasser für sich — in den Bowman'schen Kapseln — ausgeschieden; das andere Mal wird Wasser geraubt. Bloss als Vehikel für das Salz hierbei könnte das Wasser des diuretischen Plus möglicher Weise nur in

den gewundenen Canälchen, dem Orte der Salzabsonderung, zugleich mit dem Salze abgegeben werden. Man muss den Secretionisten aber auch erlauben, den Glomerulusstrom bei der Salzdiurese als ergiebiger geworden in Anspruch zu nehmen. Für die Resorptionisten liegt also den beiden Diuresen ein einfaches Schaukelspiel zu Grunde, was sich in den äusseren Thatsachen, wie wir sahen, nicht widerspiegelt; für die Secretionisten zwei principiell verschiedene Vorgänge, was sich in den Thatsachen wieder erkennen liesse.

In unseren Kochsalzdiureseversuchen wurde nun auf der Widerstandsseite, wie in allen anderen Versuchen, weniger Harn abgesondert und in gleichen Zeiten stets weniger Kochsalz excernirt als auf der Normalseite. Der Procentgehalt von NaCl war in keinem Falle vermindert, oft gleich, zuweilen deutlich erhöht. Die „Tendenz" war hier also die gleiche wie nach Infusion von Glaubersalzlösungen, d. h. es bestand ein Bestreben auf der Widerstandsseite, Wasser zurückzuhalten (oder relativ mehr Salz herauszuschaffen). Die Erklärungen, die wir für die Glaubersalzversuchsergebnisse besprachen, kämen hier also in gleicher Weise in Betracht. Aber warum ist hier die „Eindickung" bei langsamerem Fliessen nur angedeutet, während bei Glaubersalzdiurese die Concentration auf der Widerstandsseite erheblich erhöht ist? Dies können beide streitenden Parteien gleich gut (— oder gleich schlecht) erklären:

Die Secretionisten werden sich darauf berufen, dass auch im Glaubersalzversuche die salzsecernirenden Zellen der gewundenen Canälchen auf der Widerstandsseite sich als gedrückt und in ihrer Thätigkeit behindert erwiesen haben. Doch aber sei der Reiz des relativ körperfremden Sulfats so gross, dass im Verhältniss zu dem schwächlicher kommenden Glomerulusstrom die Salzabscheidung reichlicher wird: Zunahme des Procentgehaltes im Vergleiche zur Normalseite. Das Kochsalz dagegen ist viel physiologischer und erzeugt den Reiz zur Excretion in geringerem Maasse. Die Secretionisten wären auch nicht in Verlegenheit gewesen, wenn die Concentration auf der Widerstandsseite abgenommen hätte: dann wäre dies eben ein Beweis, dass die Drucksteigerung in den Canälchen die Epithelzellen stärker bedrücke und hindere als den Glomerulus und die ihn bedeckenden Epithelzellen. Aber gerade dieses „Für-alle-Fälle-Passen" macht die Erklärung verdächtig in Anbetracht dessen, dass in allen Versuchen nicht nur niemals eine Verminderung der Concentration auf der Widerstandsseite stattfand, sondern dass stets die

Abweichung von der Normalseite entweder gleich Null oder nur sehr wenig über Null betrug. Dies zeigt ein fast gleichartiges Zusammengehen, eine gleichartige Beeinflussung durch die Drucksteigerung sowohl für die Wasser- wie für die Salzabscheidung. Und desshalb — und zumal mit Rücksicht auf weiter unten zu besprechende anderweitige Versuche — ist wohl von dem Standpunkt der Secretionstheorie aus die Erklärung dahin zu modificiren: Bei der Wasserdiurese ist auf der Normalseite der von den Canälchen gelieferte neben Harnstoff, Phosphaten u. s. w. auch Kochsalz enthaltende Wasserantheil verschwindend klein gegen den Glomerulusstrom. Bei der Kochsalzdiurese dagegen kommt der vom Glomerulus herkommende Wasserantheil nicht in Betracht gegen die Salzwasserfluth, die von den Epithelien der gewundenen Canälchen geliefert wird. Auf der Widerstandsseite wird durch die Druckerhöhung die Gesammtproduction an Salzwasser behindert; aber bei dem Ueberangebot von dem zur Excretion anreizenden Salz kann hier — wenn ein Unterschied gegen die Normalseite sich zeigt — nur eine Zunahme der Concentration, nicht aber eine Abnahme erfolgen. Da aber Glaubersalz körperfremder ist als Kochsalz, so muss hier die Zunahme deutlicher sein. Diese Deutung würde in Uebereinstimmung mit den oben besprochenen Eigenthümlichkeiten stehen, dass das Salz, wenn es secernirt wird, Wasser mitnimmt, dass aber Wasser, wenn es als solches secernirt wird, kaum Kochsalzverlust bedingt, und sie würde mit den Funden und Ausführungen Heidenhain's in bester Harmonie bleiben.

Die „Resorptionisten“ würden die in Rede stehende Thatsache als einen schlagenden Beweis für die Richtigkeit der Resorptionstheorie hinstellen mögen. In Folge der Verlangsamung, die der Harnstrom in den Canälchen erfährt, werde mehr resorbirt als auf der Normalseite — hauptsächlich natürlich Wasser, somit Tendenz zur Eindickung, aber auch Salz und zwar mehr von dem physiologischen, gut diffusibeln und gut resorbirbaren Kochsalz als von dem Sulfat, das die entgegengesetzten Qualitäten hat. Diese Erklärung besticht durch ihre Einfachheit. Das ist aber kein Beweis für ihre Richtigkeit. Ja, man geräth sogar mit dieser „Erklärung“ in eine Sackgasse, wie wir später sehen werden. Nur vermögen wir nicht, die Erklärung so zu modificiren, dass der drohenden Gefahr vorgebeugt ist. Die Erklärung kann zur Zeit eben nicht anders gegeben werden. Zum Mindesten fehlen hier Mittelglieder der Erkenntniss: die Resorpionstheorie könnte darum doch richtig sein — aber die soeben ge-

gebene Erklärung wird sich, so wie sie ist, als unrichtig erweisen. Die nächste unserer Versuchsreihen bietet nicht principiell Neues.

In Nr. II dieser Beiträge[1]) war gezeigt worden, dass Kochsalz und Glaubersalz gleichzeitig infundirt, einander nicht beeinflussen in Bezug auf die Ausscheidung im Harne. Bei gleichzeitiger Infusion beider Salze war daher für den Fall einseitiger Einschaltung eines Abflusswiderstandes das Resultat vorauszusehen: Auf der Widerstandsseite war auch hier das Glaubersalz mit deutlich erhöhter Procentzahl, das Kochsalz in gleicher oder geringfügig erhöhter relativer Menge nachweisbar. Die Erklärung ist dann dieselbe wie die für die beiden Versuchsreihen mit nur je einem der beiden Salze.

In dem soeben citirten Beitrage zur Diurese war aber ferner Folgendes nachgewiesen. Während der Diurese, die durch ein Salz erzeugt wird bei einem Thiere, das mit einem anderen Salze angereichert war, wird eine grössere absolute Menge letzteren Salzes mit dem Harne entfernt als vorher. Wenn nämlich beispielsweise durch Kochsalzinfusion Diurese erzeugt war, so wird hier das Thier nicht bloss wasserärmer, sondern es wird auch nachbleibend kochsalzhaltiger, da nicht alles infundirte Kochsalz durch die Harnfluth ausgeführt wird. Infundirt man dann nach Abklingen der Kochsalzdiurese eine Glaubersalzlösung, so entsteht eine Diurese, die in grösseren Mengen das Kochsalz als vorher eliminirt.

Die gleichen Versuche haben wir mit einseitiger Einschaltung eines Widerstandes ausgeführt. Wurde nun z. B. bei einem mit Kochsalz angereicherten Thiere eine Glaubersalzinfusion gemacht, so trat auf der Widerstandsseite im Vergleiche zum Normalharn (der anderen Seite) eine Aenderung ein. Um mit einem ausgebildeten Paradigma (Protokoll XIII, S. 434) zu beginnen, so war in dem wie stets in seiner Gesammtmenge verringerten Harne zunächst der Kochsalzprocentgehalt auf der Widerstandsseite wesentlich höher, der Glaubersalzgehalt dagegen erheblich geringer als auf der anderen (Normal-) Seite. In dem Maasse aber, als die zurückgebliebenen Chloride schliesslich in Folge der fortdauernden Sulfatinfusion eliminirt sind, verringert sich die Differenz im relativen Sulfatgehalt beiderseits, und wenn der Chloridgehalt auf der Normalseite — wie auf der Widerstandsseite — auf etwa 0,5 % bei vorliegendem Beispiel angelangt ist, so ist rechts und links auch gleicher relativer

1) W. Ruschhaupt, Ueber die gegenseitige Beeinflussung zweier Salze in der Diurese. Dieses Archiv Bd. 91 S. 574.

Sulfatgehalt. Sinkt dann der Chloridgehalt des Harnes weiter, so steigt auf der Widerstandsseite der Sulfatgehalt über den der Normalseite, und allmählich bildet sich das uns bekannte Verhältniss heraus, wie es schon nach Sulfatinfusion (am nicht mit ClNa angereicherten Thier) sich gestaltet, d. h. der Sulfatgehalt ist auf der Widerstandsseite wesentlich höher.

So wie in dem angeführten Beispiel (XIII) verliefen die Versuche nicht immer. Diesem selbst kommt Versuch XXXI am nächsten. In Versuch XII ist Glaubersalz wie Kochsalz schon bei der ersten Bestimmung in gleicher relativer Menge beiderseits, ohne dass ein vielleicht momentan vorhanden gewesener Unterschied zwischen rechts und links abgefasst wurde. Das Protokoll IX zeigt, dass der Kochsalzgehalt auf der Widerstandsseite während der Beobachtungszeit höher blieb. Das Glaubersalz wurde hier nicht bestimmt. Höher während des ganzen Versuches war ebenso der Kochsalzgehalt auf der Widerstandsseite (im Versuche des Protokolles X), während dagegen der Glaubersalzgehalt niedriger war. Bei Fortdauer der Versuche hätte sich wohl dasselbe Verhalten ergeben wie bei XIII und XXXI, und wie es sich bei erneuter Glaubersalzinfusion bei Versuch XII zeigte (siehe 9), nämlich dass der Kochsalzgehalt niedriger, der Glaubersalzgehalt höher, ebenso wie bei dem einfachen Glaubersalzversuch war.

Die erhebliche Concentrationszunahme für Kochsalz auf der Widerstandsseite im Anfange der Glaubersalzdiurese kann von beiden Parteien wohl zwanglos erklärt werden. Die Resorptionisten dürfen darauf hinweisen, dass ein vorher — durch Kochsalzdiurese — wasserarm und kochsalzreich gemachter Organismus einschliesslich seiner Nierenepithelien natürlich mehr als sonst bereit sein wird, Wasser, und weniger bereit, Kochsalz aus einer dargebotenen Flüssigkeit zurückzuresorbiren, als z. B. im Laufe der Kochsalzdiurese oder gar in der Norm. Die hierdurch bedingte Eindickung des Harnes muss bei verlangsamter Strömung, also auf der Widerstandsseite, bedeutender sein als auf der Normalseite. Für die Secretionisten ist es der auf der Widerstandsseite gesetzte Druck, der bei starkem Salzreize, wie wir schon sahen, ein Hinderniss besonders für den Wasseraustritt, weniger für das Salz ist. Da hier überdies allgemeiner Wassermangel besteht, so addirt sich zu der Wasserzurückhaltung des Organismus der Erfolg der Wasserausscheidungsbehinderung, und daher nimmt, im Gegensatze zu einer einfachen Kochsalzdiurese, die Concentration erheblich zu.

Die Thatsache dagegen, dass im Anfange der Sulfatdiurese beim kochsalzangereicherten, wasserverarmten Thiere im Vergleiche zur Normalseite auf der Widerstandsseite die procentische Sulfatmenge

vermindert ist, während hier das Kochsalz procentual erheblich höhere Werthe angenommen hat, stellt die erklärenden Theorien auf eine harte Probe. Die Secretionisten müssen sagen, das Sulfat erscheint procentisch auf der Widerstandsseite desshalb in geringerer Menge im Harne, weil es eben in procentisch geringeren Mengen secernirt wird. Dies wieder werden sie vermuthlich damit begründen, dass zu jenen Zeiten im Beginne der Sulfatinfussion erst sehr wenig Sulfat im Blute anwesend sei, während aus allen Theilen des Körpers die retinirt gewesenen gewaltigen Kochsalzmengen mit dem Wasserstrome eintreffen, der durch das eingebrachte Glaubersalz hervorgelockt wird und die Nieren zur Secretion anreizt. So stelle sich Massenwirkung seitens des Kochsalzes ein, während das an sich ja diuretisch wirksamere Glaubersalz erst in geringen Mengen zur Niere kommt. Auf der Normalseite kann die Niere der an sie gestellten Aufgabe genügen und expedirt sowohl das durch die grössere Masse besonders wirksame Clorid als auch die kleinen und daher wenig reizenden Sulfatmengen und hier zeigt sich eben, dass bei sufficienter Niere, die in dem Beitrage II dargelegte Nicht-Beeinflussung eines Salzes durch das andere in Bezug auf renale Ausscheidung statthat. Auf der Widerstandsseite dagegen ist offenbar die Niere der ihr gestellten Aufgabe nicht mehr völlig gewachsen; die so sehr erhebliche Steigerung der Kochsalzconcentration gibt einen Maassstab für die Energie, mit der sich die Kochsalzmengen vordrängen. Das Sulfat bleibt dementsprechend zurück. So oder wenigstens ungefähr so wird die Secretionslehre sprechen. Jedenfalls sieht man, dass sie die von uns gefundenen Thatsachen wenigstens aushalten kann, ohne im Fundament erschüttert zu werden.

Die Filtrations- und Resorptionshypothese muss dabei beharren, dass auf beiden Seiten aus dem gleichen[1]) Blute auch die gleiche Flüssigkeit abfiltrirt werde, nur wird die Menge auf der Widerstandsseite kleiner sein. Da nun der Sulfatgehalt in dem Harne dieser Seite niedriger wird als auf der anderen, so muss bei diesem kochsalzreichen und wasserverarmten Thiere aus dem verlang-

1) Sollte die Gleichheit bestritten werden, was aber im Widerspruche stünde zu der Angabe von Schwarz (a. a. O.), so wäre darauf hinzuweisen, dass doch jedenfalls im Fortgange des Versuches auf dieser Widerstandsseite das Blut, wenn es sich wirklich geändert hätte, denselben Unterschied zur Normalseite beibehält, und dann bleiben, wie man sehen wird, die Schwierigkeiten bezüglich einer Erklärung der Aenderungen des Harnes durchaus die gleichen.

samten Strome entweder weniger Wasser zurückgenommen werden, — und das würde wider alles bisher zu Gunsten der Resorptionshypothese Vorgebrachte gröblichst verstossen — oder es ist mehr Sulfat resorbirt worden. Dies letztere wäre aber nicht bloss im Widerspruche mit dem gesunden Grundprincip einer Resorptionstheorie, sondern ist auch schon durch die Thatsachen widerlegt: denn während hier beim ersten Beginne der Sulfatinfusion im Vergleiche zur Normalseite ein grösserer Theil des glücklich von der Niere abgeschiedenen Fremdsalzes sofort wieder zurückgeholt werden soll, sehen wir umgekehrt im weiteren Verlaufe des Versuches, also bei fortgesetzter Sulfatinfusion ebenso wie bei dem reinen Sulfatversuche, die Sulfatconcentration auf der Widerstandsseite zunehmen, die Kochsalzconcentration dagegen abnehmen. Und diese Abnahme und jene Zunahme im reinen Sulfatversuch haben die Vertreter der Filtrations- und Resorptionstheorie damit erklärt und erklären müssen, dass aus dem langsamer fliessenden Strome NaCl und namentlich Wasser zurückresorbirt werde, während das Sulfat entweder gar nicht oder doch in viel geringerem, verschwindendem Maasse zurückgeholt würde.

Ist hiermit die Rückresorption widerlegt? Selbstverständlich: Nein. Aber sie darf vorläufig — solange nicht erwiesen ist, dass wir in unseren Beobachtungen und kritischen Erörterungen fehlgegangen sind, zur Grundlage einer Theorie der normalen Harnabsonderung und der arzneilichen Diurese nicht gemacht werden. Und hier sei ausdrücklich erklärt, dass das Beibringen von thatsächlich oder angeblich positiven Beweisen für das Statthaben einer Rückresorption die Sache nicht fördern würde. Erst und vor Allem scheint nöthig zu sein, dass die aufgedeckten fundamentalen Unzulänglichkeiten der Lehre beseitigt werden. Denn nicht das ist die Frage, ob eine Rückresorption gelegentlich vorkommen kann, sondern ob die Harnbereitung und Diurese auf Filtration und Rückresorption beruhe.

In den zuletzt besprochenen Versuchen war die Diurese bei Thieren, die vorher mit Kochsalz angereichert waren, durch Glaubersalzinfusion erzeugt, und hierbei wurde der Harn der Widerstandsseite mit dem der Normalseite verglichen. Eine weitere Versuchsreihe betrifft analoge Ermittlungen bei Thieren, die umgekehrt zuerst glaubersalzreich gemacht, dann einer Kochsalzdiurese unterworfen wurden. Das Ergebniss dieser Reihe liefert nichts principiell

Neues. Es bestätigt das Resultat der vorigen. Auf der Widerstandsseite ist im Beginne der Kochsalzdiurese der Procentsatz für Glaubersalz wesentlich höher als auf der anderen Seite. Die Differenz nimmt später ab, die relativen Kochsalzmengen sind nur auf ganz kurze Zeit auf der Widerstandsseite zuerst geringer, werden dann aber bald gleich. Die Erklärung der geringen, aber nicht principiellen Abweichungen ergibt sich von selbst aus Dem, was wir über die Unterschiede zwischen Glaubersalz- und Kochsalzausscheidung — zwischen Widerstands- und Normalseite — bereits bei den einfachen Salzversuchen kennen gelernt haben.

Endlich legen wir noch ganz kurz Berichte über Versuche vor, in denen der Einfluss geprüft wird, den die Widerstandseinschaltung auf den Harn bei Diuretindiurese ausübt, und zwar war in einer Versuchsreihe gleichzeitig Wasser in den Magen eingebracht, in einer anderen vorher Kochsalz infundirt.

Auf der Widerstandsseite war, wie überall, die Harnmenge wesentlich verringert. Aber bei der Diuretin-Wasserdiurese stieg auf der Wiederstandsseite der Chloridgehalt wesentlich über die (ziemlich erhöhte) Prozentzahl der Normalseite, und zwar so sehr, dass die absolute Menge des ausgeschiedenen Chlorids z. B. einmal beiderseits gleich wurde. Es weicht also dies Resultat ab, sowohl von der blossen Wasserdiurese: bei ihr ist der Kochsalzgehalt beiderseits sehr niedrig und gleich, als auch von der Kochsalzdiurese: bei ihr ist der Kochsalzgehalt hoch und gleich oder auf der Widerstandsseite nur um eine Kleinigkeit höher.

Diese Abweichung beruht offensichtlich auf dem besonderen Einfluss des Diuretins. Zwar mit Rücksicht auf die geringe Zahl gut gelungener Versuche wagen wir es nicht, eine Erklärung zu suchen. Jedoch scheint uns der Unterschied deutlich erkennbar.

Die Diuretindarreichung bei kochsalzangereichertem Thiere ergab keine auffällige Abweichung der Diurese sowie der Kochsalzausscheidung — die Widerstandsseite verglichen mit der Normalseite — von den gewöhnlichen Kochsalzversuchen, so dass es nicht nöthig ist, sich hierbei länger aufzuhalten.

Um eine Behinderung des Abflusses zu erzielen, klemmte Pfaundler, wie oben erwähnt, den Ureter auf kurze Zeit ab,

Schwarz und Lindemann benutzten folgende Methode: Sie liessen den Harn sich unter einer Oelschicht ansammeln, die in einer senkrechten Bürette war. War diese bis zu einer bestimmten Höhe gestiegen, so liessen sie den gesammelten Harn ab. Unsere Versuche geschahen so, dass der Harn, bevor er austropfte, eine gewisse Höhe überwinden musste:

In den vom Rücken her (siehe dieses Archiv Bd. 91, S. 620) freigelegten Ureter wurde eine Canüle eingelegt und mit einer Röhrenleitung aus Gummischlauch verbunden, deren Ausflussende bequem an einem Stativ in den verschiedensten Höhen befestigt werden konnte. Für die Bestimmung der Salze wurde hierdurch eine Fehlerquelle geschaffen, die bei grosser Harnmenge sehr klein ist, bei kleiner aber sehr in's Gewicht fällt. Der Inhalt der Leitung beträgt etwa 1,3 ccm, bei den letzten Versuchen 0,8 ccm. Oben schon ist erwähnt, dass während starker Diurese die gegen Druck arbeitende Niere leichter den Widerstand überwindet als bei schwacher, d. h. die beiderseitigen Harnmengen unterscheiden sich bei abklingender Diurese immer mehr. Nun ist es — um dies an der Hand eines Beispieles zu besprechen — möglich, dass die normale Niere 10 ccm, die Widerstandsniere nur 1,2 ccm während einer Stunde liefert, also 1:8,3. Wird nun neuerdings eine Diurese erzeugt, so seien die Harnantheile für 10 Minuten 10 ccm und 3 ccm, also 1:3,3 (Widerstandsharn: Normalharn). In diesen 3 ccm sind nun 1,3 ccm Harn, die der Vorperiode angehören, enthalten, also fast die Hälfte, auf der anderen Seite dagegen nur der 7. bis 8. Theil.

In Wirklichkeit wurden nur grössere Harnmengen analysirt und das Resultat hieraus verwerthet. Jedoch ist es gut, auf diese etwaige Fehlerquelle aufmerksam gemacht zu haben.

Die durch das Einlegen der Canülen bedingte Blutung störte oft die Versuche, und mit Eckhard können auch wir sagen, dass nur die grösste Geduld und Ausdauer Einem über die Schwierigkeit der Operation an dem Kaninchenureter forthilft. Da wir es meist vermieden, Narkotica zu geben, eben weil diese Substanzen die Harnabsonderung verändern und in noch unklarer Weise modificiren, so wuchsen die Schwierigkeiten und Unannehmlichkeiten noch mehr an. Bei lebhafter Diurese störte zwar eine Ureterenblutung wenig, wohl aber bei der nachherigen Bestimmung des Kochsalzgehaltes bei kochsalzarmen Harn, z. B. bei den Glaubersalzversuchen. Mit ganz ausserordentlichen Schwierigkeiten waren die Wasser- und Diuretin-

versuche verknüpft. Eine ganze stattliche Zahl dieser Versuche schlug fehl, da jede Blutbeimengung bei dem so sehr geringen Gehalt des Wasserharnes an Chloriden die Analysen unbrauchbar, zwecklos gemacht hätte. Ausserdem mussten, um nur das nöthige Material zu einer ausreichenden Analyse zu gewinnen, grössere Quantitäten Harn gesammelt werden, und dies dauerte wiederum sehr lange. Nur die wenigen tadellos verlaufenen Wasser- und Diuretindiuresen sind protokollirt.

Die Protokolle sind wie folgt geordnet:

1. Die Kochsalzversuche 1—5; zu ihnen gehören ausserdem die an anderer Stelle aufgeführten Versuche 16—20 und 25, 26 zum Theil, da sie sich auf vorgängige Kochsalzanreicherung beziehen.
2. Die Glaubersalzversuche 6—10. Hierzu gehören analog theilweise noch 21 und 22.
3. Die Wasserversuche 11 und 12.
4. Die Versuche mit gemeinsamer Kochsalz-Glaubersalzdiurese 13—15.
5. Die Versuche mit Glaubersalz an kochsalzreichem Thiere 16—20.
6. Die Versuche mit Kochsalz an glaubersalzreichem Thiere 21 und 22.
7. Die Diuretinversuche bei wasserreichem Thiere 23 und 24.
8. Die Diuretinversuche bei kochsalzreichem Thiere 25 und 26.
9. Ein Versuch bei Kochsalzdiurese mit beiderseitigem gleichen Widerstand 27.

Kochsalz.

1. [I[1])] 1700 g. 4h 10′: 0,5 g Chloralhydrat subcutan. Infusion einer 1,4 % igen Kochsalzlösung. Widerstand rechts. Vorher 40 ccm der Lösung infundirt, dann Einführen der Ureterencanülen.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts			Höhe des Widerstandes in cm
		Harn ccm	NaCl %	absolut in g	Harn ccm	NaCl %	absolut in g	
4h 50′— 5h 30′	97	19,3	1,36	0,2630	16,4	1,44	0,2362	—
5h 40′	16	3,3	1,49	0,0492	3,0	1,49	0,0447	3,2
5h 50′	21	5,7	1,35	0,0769	4,6	1,43	0,0658	3,2
6h 00′	16	4,8	1,43	0,0646	4,2	1,49	0,0626	5,6
6h 10′	21	7,9	1,45	0,1145	6,7	1,45	0,0972	7,0
6h 20′	12	4,9	1,43	0,0701	3,3	1,49	0,0492	12,4
6h 30′	?	6,2	1,35	0,0837	3,6	1,37	0,0493	17,3
6h 40′	14	7,2	1,28	0,0922	2,4	1,37	0,0329	24,9
6h 50′	15	11,5	1,25	0,1437	2,2	1,46	0,0321	33,1
7h 10′	22	18,7	1,28	0,2393	2,0	1,35	0,0270	38,5
	—	89,5	mit	1,1972 = 1,34 %	48,4	mit	0,6970 = 1,44 %	—

2. (II) 2100 g. 9h 45′: 0,5 g Chloralhydrat subcutan. Infusion einer 4 % igen Kochsalzlösung. Vor Einführung der Ureterencanülen 20 ccm. Rechts Widerstand.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts			Höhe des Widerstandes in cm	Verhältniss der Harnmengen rechts zu links
		Harn ccm	NaCl %	absolut in g	Harn ccm	NaCl %	absolut in g		
11h 55′— 12h 09′	—	4,6	1,05	0,0483	4,3	0,99	0,0426	—	—
12h 10′	9	4,3	1,11	0,0477	5,0	1,11	0,0555	14,7	—
12h 20′	—	3,3	1,16	0,0383	2,2	1,08	0,0237	22,5	—
12h 30′	15	6,8	1,20	0,0816	3,3	1,23	0,0406	27,0	—
12h 35′	—	4,8	1,17	0,0562	1,4	1,28	0,0179	27,0	—
12h 45′	—	3,3	1,31	0,0432	0,6	1,40	0,0084	27,0	1 : 5,5
12h 51′	15	6,1	1,26	0,0769	2,6	1,37	0,0356	27,0	1 : 2,8
12h 56′	—	7,1	1,14	0,0809	1,8	1,34	0,0241	27,0	1 : 4,0
1h 15′	—	10,8	1,31	0,1415	1,2	1,34	0,0162	27,0	1 : 9,0
1h 25′	15	10,5	1,20	0,1260	2,8	1,37	0,0384	27,0	1 : 3,7
1h 35′	—	9,5	1,17	0,1111	1,6	1,28	0,0205	27,0	1 : 6,0
—	—	71,1	mit	0,8517 = 1,19 %	26,8	mit	0,3235 = 1,20 %	—	—

1) Die römischen Ziffern bedeuten die Protokollnummern.

3. (III) 2000 g. 9^h 30': 0,5 g Chloralhydrat subcutan. Vor Einführung der Ureterencanülen 15 ccm 4%ige Kochsalzlösung. Widerstandshöhe rechts 21,2 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts			Verhältniss der Harnmengen rechts zu links
		Harn ccm	NaCl %	absolut g	Harn ccm	NaCl %	absolut g	
h ′ h ′								
11 00—11 10	15	3,3	1,37	0,0452	3,5	1,37	0,0479	—
11 20	12	5,6	1,43	0,0801	2,2	1,64	0,0372	—
11 30	8	10,2	1,25	0,1275	4,2	1,61	0,0676	—
11 35	—	5,3	1,25	0,0662	1,5	1,58	0,0237	1:3,5
12 00	—	4,7	1,81	0,0851	0,9	1,66	0,0149	1:5,2
12 06	15	10,2	1,28	0,1306	8,2	1,37	0,1123	1:1,3
12 10	—	5,3	1,19	0,0631	3,4	1,16	0,0394	1:1,5
12 22	—	8,4	1,31	0,1100	4,1	1,26	0,0417	1:2,0
12 55	—	6,2	1,81	0,1122	1,5	1,58	0,0237	1:4,0
1 02	12	4,1	1,52	0,0623	3,1	1,69	0,0524	1:1,3
1 10	—	5,1	1,40	0,0714	4,3	1,28	0,0550	1:1,2
1 35	—	4,9	1,81	0,0887	2,4	1,55	0,0372	1:2,0
	—	73,3 mit 1,0424 oder = 1,42% NaCl			39,3 mit 0,6530 oder = 1,86% NaCl			—
Widerstand rechts beseitigt.								
1 43	—	1,2	1,81	—	4,4	1,43	—	—
1 55	—	1,9	1,84	—	3,7	1,34	—	—
2 35	—	3,7	2,01	—	4,4	1,78	—	—
4 00	—	3,5	2,39	—	2,9	2,36	—	—

4. (IV) 1500 g. 0,3 g Chloralhydrat subcutan. Vor Einführung der Ureterencanülen 30 ccm 1,4%ige Kochsalzlösung. Widerstand rechts.

Zeit	Einlauf ccm	Links		Rechts		Widerstandshöhe in ccm
		Harn ccm	NaCl %	Harn	NaCl %	
h ′ h ′						
4 25—4 35	20	2,1	1,20	2,3	1,17	—
4 40	16	2,1	1,13	2,4	1,05	—
4 55	16	2,4	1,31	2,5	1,26	1,2
5 04	16	2,5	1,31	2,7	1,40	6,5
5 10	12	3,5	1,20	3,5	1,17	10,4
5 15	9	3,3	1,17	3,0	1,17	10,4
5 25	12	5,3	1,23	4,0	1,31	14,4
5 35	10	5,9	1,23	5,0	1,28	14,4
5 45	20	7,8	1,11	5,3	1,25	21,0
6 03	20	19,5	1,11	12,2	1,19	21,0
6 25	22	16,9	1,08	6,2	1,31	25,6
6 55	24	28,2	1,08	13,3	1,19	25,6
7 20	10	17,4	1,05	5,1	1,08	29,5
7 50	8	12,3	1,08	4,1	1,05	29,5
8 30	10	24,5	1,08	9,9	1,00	29,5
Widerstand rechts beseitigt.						
8 48	—	4,3	1,14	8,8	0,90	—
9 13	—	3,7	1,23	8,0	0,93	—
9 35	—	2,1	1,26	4,3	0,93	—
10 05	—	2,2	1,34	5,0	1,00	—
10 55	—	2,6	1,40	7,0	1,05	—

5. (VIII) 1750 g. Kein Chloralhydrat. Vor Beginn des eigentlichen Versuches 325 ccm 0,95%ige Kochsalzlösung. Anfangs links Gerinnsel, bald aber läuft der Harn klar ab, so dass der Versuch 11 h 30′ beginnen kann. Widerstand links, und zwar muss der Harn den Druck von 22 cm Wasser (Harn) während der ganzen Dauer des Versuches überwinden.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts			Specif. Gew.	
		Harn ccm	NaCl %	absolut g	Harn	NaCl %	absolut	links	rechts
h ′ h ′									
11 30—11 50	42	14,4	0,93	0,1339	22,3	0,99	0,2208	1,0052	1,0055
12 10	50	17,4	0,86	0,1496	25,3	0,93	0,2352	1,0040	1,0045
12 23	28	15,5	0,86	0,1333	21,3	0,85	0,1810	1,0044	1,0047
12 40	34	17,7	0,85	0,1504	24,7	0,86	0,2124	1,0035	1,0040
1 05	—	17,2	0,85	0,1462	28,0	0,86	0,2408	1,0052	1,0052
2 00	—	16,0	0,86	0,1376	35,7	0,90	0,3213	1,0051	1,0051
2 15	84	16,7	0,82	0,1369	27,0	0,82	0,2214	1,0050	1,0045
3 00	110	62,0	0,82	0,5084	87,0	0,78	0,6786	1,0040	1,0038
3 15	50	21,6	0,85	0,1886	31,6	0,86	0,2718	1,0048	1,0050
4 50	—	25,6	0,93	0,2381	68,0	0,93	0,6324	1,0040	1,0055
	—	224,1	mit	1,8730 = 0,83%	370,9	mit	3,2157 = 0,89%	—	—

Glaubersalz.

6. (XI) 1700 g. Harn mit 0,56% Chloriden. Vor Einführen der Uretereneanülen 22 ccm einer etwa 3,5%igen Glaubersalzlösung. Widerstand rechts 23 cm während des ganzen Versuches.

Zeit	Einlauf ccm	Links				Rechts				Specif. Gew.	
		Harn ccm	NaCl %	Gl. %	Gl. absolut g	Harn ccm	NaCl %	Gl. %	Gl. absolut g	links	rechts
h ′ h ′											
10 54-11 12	36	23,8	0,39	0,88	0,209	12,2	0,29	1,40	0,171	1,0098	1,0135
11 16	27	30,3	0,38	0,95	0,288	15,6	0,29	1,28	0,199	1,0111	1,0128
11 29	15	24,8	0,28	1,20	0,294	10,3	0,20	1,73	0,178	1,0119	1,0160
11 53	35	45,0	0,29	1,30	0,585	18,5	0,11	2,03	0,376	1,0135	1,0193
12 07	36	28,5	0,22	1,62	0,461	14,6	0,14	2,03	0,296	1,0126?	1,0115?
12 50	—	23,1	0,07	1,26	0,291	13,1	0,03	2,75	0,360	1,0203	1,0220
3 45	—	21,5	0,06	3,17	0,682	9,4	0,03	2,64	0,248	1,0288	1,0226
	—	197,0	mit		2,810 = 1,43%	93,7	mit		1,828 = 1,95%	—	—

7. (VII) 1700 g. Harn vor dem Versuch 0,26% Chloride. Vor Einführung der Ureterencanülen Einlauf von 22 cm etwa 3,5%iger Glaubersalzlösung. Widerstand rechts = 21 cm Wasserhöhe.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links Gl. %	Links Gl. absolut g	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts Gl. %	Rechts Gl. absolut g	Specif. Gew. links	Specif. Gew. rechts
h ′ h ′											
3 25—3 46	18	21,2	0,32	0,99	0,210	13,0	0,23	1,23	0,160	1,012	1,014
4 00	24	21,2	0,36	0,94	0,199	13,2	0,28	1,16	0,153	1,009	1,011
4 09	19	23,1	0,35	0,99	0,228	15,1	0,32	1,07	0,162	1,008	1,014
4 25	17	23,7	0,31	1,19	0,282	14,2	0,26	1,31	0,186	1,014	1,015
4 48	29	29,0	0,25	1,43	0,415	15,3	0,17	1,57	0,230	1,012	1,013
5 18	30	31,6	0,21	1,59	0,502	14,5	0,12	1,68	0,203	1,013	1,013
6 18	—	21,3	0,10	2,07	0,441	7,2	0,05	1,71	0,123	1,002	1,013
	—	171,1	mit		2,277 = 1,33 %	92,5	mit		1,217 = 1,32 %	—	—

Ohne den von 5h 18′—6h 18′ gesammelten Harn würden entleert sein:

149,8 mit 1,836 = 1,23 %	85,3 mit 1,094 = 1,28 %

Der Procentgehalt links nähert sich in dem Gesammtharn dem der rechten Seite. Im Anfange war der Unterschied zwischen rechter (gestauter) Seite und der Normalseite sehr deutlich.

8. (V) 1650 g. Vor Einführen der Ureterencanülen 10 ccm der etwa 3,5%igen Glaubersalzlösung. Widerstand links = 24 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %
h ′ h ′					
11 28—11 33	16	—	—	2,0	0,31
11 40	16	2,5	0,28	5,0	0,32
11 45	13	3,6	0,29	6,2	0,34
11 50	13	5,7	0,30	9,5	0,37
11 56	7	5,1	0,25	13,9	0,38
12 12	26	7,4	0,16	28,4	0,39
12 30	18	7,3	0,13	24,5	0,36
12 55	16	5,8	0,07	23,8	0,27
1 20	22	4,7	0,05	23,0	0,28
3 30	—	5,2	0,09	41,2	0,16

9. Siehe 20 (XII). Von 1h 25′—4h Harnabsonderung links gegen Widerstand von 23,5 cm. 4h—4h 7′ ohne Belastung. Dann wieder 23,5 cm Widerstand links. Einlauf von 3,5%iger Glaubersalzlösung.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links Gl. %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts Gl. %
h ′ h ′							
4 07—4 35	84	10,7	0,23	1,82	24,0	0,38	1,57
4 46	32	11,7	0,28	1,69	27,5	0,38	1,47
5 00	34	11,8	0,23	1,89	31,4	0,34	1,62
5 48	100	26,4	0,12	2,16	65,0	0,26	1,89
6 25	—	5,4	0,10	—	22,8	0,09	—

10. (VI) 1500 g. Harn vor dem Versuch 0,10 % Chloride. Vor Einführung der Ureterencanülen 20 ccm der etwa 3,5 % igen Glaubersalzlösung. Widerstand links = 32,2 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links		Rechts	
		Harn ccm	NaCl %	Harn ccm	NaCl %
h ' h '					
5 45—6 00	28	4,1	0,13	11,4	0,27
6 15	36	11,8	0,16	32,6	0,34
34	29	6,4	0,14	37,1	0,34
46	18	2,2 ?	0,13	26,7	0,32
7 00	23	7,1	0,14	28,0	0,28

Wasser.

11. (XXII) 2500 g. 10h: 0,8 g Chloralhydrat subcutan. 120 ccm angewärmtes Leitungswasser per os. Harn enthält vorher 0,24 % Chloride. Widerstand rechts.

Zeit	Links		Rechts		Widerstand ccm	Bemerkuug
	Harn ccm	NaCl %	Harn ccm	NaCl %		
h ' h '						
11 15—2 45	8,8	0,15	9,0	0,16	—	—
5 30	} 14,8	0,15	11,0	0,14	18	Harn klar
10 00					12	

12. (XVII) 1850 g. 10h 55': 0,5 g Chloralhydrat subcutan. 90 ccm angewärmtes Wasser per os. Von 1h bis 3h 23': Widerstand rechts 6 cm. Der Harn rechts enthält Blutgerinnsel. 1h bis 2h 55' links 4,3 ccm Harn, 0,058 % ClNa, rechts 4,9 ccm Harn, 0,12 % NaCl. Bis 3h 35' ohne Widerstand. Die Blutung rechts lässt nach. Seit 3h 35' rechts Widerstand 7 cm. Harn von 5h 5' ab ganz hell, ohne irgend welche Beimischung von Blut.

Zeit	Links			Rechts			Widerstand rechts ccm
	Harn ccm	NaCl %	Specif. Gewicht	Harn ccm	NaCl %	Specif. Gewicht	
h ' h '							
5 05—6 20	10,0	0,058	1,0005	8,7	0,058	1,0005	7
10 00	11,5	0,16	1,0080	8,6	0,16	1,0095	13

Kochsalz und Glaubersalz zusammen.

13. (XIV) 1800 g. Vor Einführen der Ureterencanülen 21 ccm einer Lösung, die etwa 3,2 % Glaubersalz und 4 % Kochsalz enthält. Widerstand links = 23,5 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts		
		Harn ccm	NaCl %	Gl. %	Harn ccm	NaCl %	Gl. %
h ′ h ′ 3 04—3 15	19	20,3	0,85	0,58	35,7	0,88	0,47
3 26	8	18,7	0,90	0,57	32,7	0,90	0,52
3 34	15	13,7	0,93	0,66	22,6	0,93	0,54
4 04	—	6,3	0,93	0,92	25,0	0,93	0,67
4 25	34	16,3	1,02	1,20	27,8	1,02	0,77
5 15	—	0,7	—	—	6,4	—	—

14. (XVI) 1650 g. Dieselbe Lösung wie bei Versuch XIV. Vor Einführung der Ureterencanülen 13 ccm Einlauf. Widerstand rechts = 21 cm, von 12 h 4′ bis 12 h 20′ 26 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts		
		Harn ccm	NaCl %	Gl. %	Harn ccm	NaCl %	Gl. %
h ′ h ′ 11 40—11 55	16	23,6	0,84	0,53	21,6	0,84	0,65
12 04	8	19,5	0,88	0,49	14,9	0,85	0,56
12 15	12	26,6	0,88	0,54	12,2	0,88	0,77
1 20	—	21,0	0,99	1,02	8,0	0,78	1,69

15. (XXI) 1500 g. Dieselbe Lösung wie bei XVI und XIV. Vorher 10 ccm Einlauf. Widerstand rechts = 20 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts		
		Harn ccm	NaCl %	Gl. %	Harn ccm	NaCl %	Gl. %
h ′ h ′ 10 40—10 58	20	44,8	0,82	0,39	27,5	0,82	0,50
12 35	—	32,2	1,25	0,82	13,0	1,11	1,36
12 54	25	29,4	1,00	0,44	24,8	0,96	0,41
1 30	—	24,8	1,02	0,63	16,4	1,02	0,58
3 30	—	13,1	1,58	1,37	5,9	1,28	1,57
3 48	16	21,3	1,05	0,43	17,7	1,05	0,41
5 13	—	10,3	1,31	0,95	7,7	1,05	0,84

Glaubersalz beim kochsalzreichen Thier.

16. (IX) 1550 g. Vor Einführung der Ureterencanülen 7 ccm 9,52%iger Kochsalzlösung. Harn vor dem Versuche 0,07% Chloride und 1,0479 g specifisches Gewicht. Widerstand links = 30,5 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Specif. Gewicht links	Specif. Gewicht rechts
h ′ h ′							
10 55—11 00	5	7,2	1,08	9,2	1,05	1,0073	1,0085
11 05	5	7,2	1,05	11,2	1,08	1,0082	1,0078
11 10	—	?	?	9,8	1,05	—	—
11 47	—	2,8	1,28	13,5	1,31	1,0070	1,0105
11 57	7	2,2	1,60	11,8	1,20	1,0148	1,0088
12 18	—	2,3	1,31	14,8	1,31	1,0093	1,0093
Einlauf von 3,5 % Glaubersalzlösung. Widerstand links von jetzt ab 23 cm.							
12 18—12 55	70	6,0	0,99	27,6	0,82	1,0128	1,0146
1 00	30	} 1,7	0,95	7,0	0,67	—	—
1 06	20						
1 17	38	3,9	0,44	11,7	0,31	—	—
1 27	26	3,6	0,36	11,5	0,25	—	—
1 42	54	3,4	0,30	13,5	0,18	—	—

17. (X) 2150 g. Vor Einführung der Ureterencanülen 5 ccm 9,52 %iger Kochsalzlösung. Widerstand rechts = 24 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Specif. Gewicht links	Specif. Gewicht rechts
h ′ h ′							
10 45—10 55	10	26,7	0,93	17,0	0,93	1,0060	1,0060
11 07	10	34,1	1,02	20,8	1,02	1,0075	1,0082
11 20	—	15,6	1,08	5,8	1,08	1,0078	1,0083
12 10	—	19,8	1,23	4,7	1,31	1,0140	1,0139
12 15	10	12,1	1,14	8,6	1,17	1,0091	1,0100
12 19	5	17,2	1,11	12,0	1,14	1,0091	1,0086
12 29	—	11,3	1,17	6,4	1,20	1,0102	1,0086
1 50	—	22,3	1,50	3,6	1,34	1,0158	1,0138

Jetzt Glaubersalzlösung von etwa 3,5 %.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links Gl. %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts Gl. %	Specif. Gewicht links	Specif. Gewicht rechts
h ′ h ′									
1 50—2 05	22	8,0	0,91	—	4,6	1,09	—	1,0133	1,0107
2 11	28	11,6	0,67	0,95	8,3	0,79	0,67	1,0138	1,0118
2 27	40	32,6	0,55	1,20	22,1	0,67	0,97	1,0126	1,0120
3 00	—	13,0	0,32	—	4,5	0,55	—	1,0230	1,0145

Zeit	Links absol. Menge NaCl %	Links absol. Menge Gl. %	Rechts absol. Menge NaCl %	Rechts absol. Menge Gl. %
h ′ h ′				
2 5—2 11	0,0772	0,1102	0,0656	0,0556
2 27	0,2013	0,3912	0,1480	0,2144

18. (XXXI) 2600 g. Vor Einführung der Ureterencanülen 10 ccm einer etwa 10 % igen Kochsalzlösung intravenös. Widerstand links = 25 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %
h ' h ' 5 17—5 21	6	—	—	—	—
5 31	14	10,2	1,28	27,5	1,03
5 59	—	26,5	1,20	63,7	1,05
6 02	10	} 7,9	1,37	12,5	1,20
6 04	—				
6 15	—	6,1	1,39	16,2	1,31

Jetzt Glaubersalzlösung von etwa 3,5 %.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links Gl. %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts Gl. %
h ' h ' 6 15—6 22	27	6,3	1,28	0,30	12,9	1,08	0,41
6 36	37	11,2	0,93	0,77	22,7	0,87	0,65
6 48	36	17,0	0,70	0,99	41,0	0,73	0,88
7 48	—	11,2	0,64	1,56	31,5	0,69	1,26

19. (XIII) 1800 g. Nach Einlauf von 100 ccm 9,52 % iger Kochsalzlösung Einführung der Canülen. Widerstand links = 24 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links absolute Menge g	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts absolute Menge g
h ' h ' 11 15—11 35	13	16,0	1,31	0,2096	32,1	1,17	0,3756
12 57	—	7,1	1,88	0,1335	39,1	1,75	0,6842
1 02	5	4,3	1,60	0,0688	9,2	1,34	0,1232
2 50	—	5,0	1,25	0,0625	40,4	1,46	0,5898
	—	32,4 mit 0,4744 oder 1,46 % links			120,8 mit 1,7728 1,47 % rechts.		

Jetzt Einlauf von 3,5 % iger Glaubersalzlösung.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links Gl. %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts Gl. %
h ' h ' 2 50—3 14	60	12,5	0,88	0,65	28,8	0,73	0,88
3 26	30	12,1	0,57	1,09	25,7	0,54	1,08
3 40	33	12,8	0,48	1,38	30,2	0,48	1,32
4 24	77	24,1	0,29	1,86	66,5	0,36	1,75
5 04	69	13,1	0,11	2,56	40,3	0,24	2,29
5 44	51	14,3	0,09	2,58	41,7	0,20	2,34

20. (XII) 2000 g. Vor Einführung der Ureterencanülen 10 ccm 9,52 % iger Kochsalzlösung. Widerstand links = 23,5 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links absolute Menge g	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts absolute Menge g
h ′ h ′							
10 40—10 57	20	34,1	1,11	0,3785	64,5	1,05	0,6773
11 23	—	6,8	1,28	0,0870	22,0	1,28	0,2816
11 25	6	} 3,9	1,37	0,0626	14,7	1,37	0,2014
11 36	—						
—	—	44,8	mit	0,5271 oder 1,18 %	101,2	mit	1,1603 oder 1,14 %

Jetzt Einlauf von 3,5 % iger Glaubersalzlösung.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links Gl. %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts Gl. %
h ′ h ′							
11 40—12 05	55	11,3	0,96	0,61	27,0	0,99	0,63
12 30	40	14,8	0,61	1,17	28,0	0,64	1,24
12 40	22	13,2	0,58	1,15	22,2	0,59	1,18
12 55	28	13,8	0,45	1,42	24,7	0,47	1,57
1 25	—	5,0	0,26	2,04	14,4	0,29	2,34

(Das Ende des Protokolles siehe unter 9.)

Kochsalz beim glaubersalzangereicherten Thier.

21. (XXVII) 2500 g. Vor Einführung der Ureterencanülen Einlauf von 16 ccm etwa 10 % iger Glaubersalzlösung. Widerstand rechts = 24,5 cm, von 5h 30′ ab = 22,5 cm, von 6h 25′ ab = 19 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links Harn ccm	Links NaCl %	Links Gl. %	Rechts Harn ccm	Rechts NaCl %	Rechts Gl. %
h ′ h ′							
4 57—5 04	6	—	—	—	—	—	—
5 14	13	8,5	} 0,42	} 0,90	5,3	} 0,33	1,35
5 24	11	18,2			8,0		
5 40	—	12,4	0,42	1,21	5,1	0,23	1,79
6 07	—	7,7	0,13	1,80	3,2	0,09	2,79
Jetzt Einlauf von etwa 2 % iger Kochsalzlösung.							
6 15	22	5,1	} 0,62	0,50	2,7	0,59	0,96
6 37	28	30,1			13,7		
6 55	19	24,9	0,86	0,19	14,1	0,83	0,21
7 10	31	} 49,0	} 0,91	0,15	29,2	0,91	0,19
7 15	—						

22. (XXX) 2100. Vor Einführung der Ureterencanülen 10 ccm einer etwa 10% igen Glaubersalzlösung. Widerstand rechts = 24,5 cm von 12h 20′ ab.

Zeit	Einlauf ccm	Links			Rechts		
		Harn ccm	NaCl %	Gl. %	Harn ccm	NaCl %	Gl. %
h ′ h ′							
12 12—12 20	10	1,6	—	—	1,7	—	—
12 36	20	19,1	0,42	0,97	11,1	0,29	1,48
1 26	—	14,8	0,38	1,75	7,0	0,18	2,60
Jetzt Einlauf von einer etwa 5% igen Glaubersalzlösung.							
1 33	15	12,7	0,69	0,58	6,9	0,65	1,13
1 44	10	21,0	0,86	0,23	9,4	0,90	0,34
1 50	10	15,8	0,93	0,17	7,5	0,96	0,29
2 45	—	27,6	0,96	0,38	8,0	1,05	0,40
Jetzt Einlauf der etwa 10% igen Glaubersalzlösung.							
3 04	30	18,5	0,56	0,95	7,7	0,53	1,15
3 45	—	19,2	0,36	1,28	8,8	0,41	1,39

Diuretin und Wasserdiurese.

23. (XXIII) 3300 g. 11h: 0,9 g Chloralhydrat. 120 ccm angewärmtes Wasser per os. Widerstand rechts = 20 cm.

Zeit	Links			Rechts			Bemerkungen
	Harn ccm	NaCl %	absolut g	Harn ccm	NaCl %	absolut g	
h ′ h ′							
1 5—2 25	5,2	—	—	2,3	—	—	
2 23—2 25	—	—	—	—	—	—	0,4 Diuretin intrav.
2 34	—	—	—	—	—	—	0,2 „
2 25—2 40	17,0	0,23	0,0391	11,0	0,36	0,0396	
2 56	—	—	—	—	—	—	0,2 Diuretin
2 40—2 59	22,0	0,47	0,1034	9,5	0,53	0,04935	
3 8	23,2	0,69	0,1601	11,4	0,65	0,0741	
5 15	21,3	0,42	0,0895	5,9	0,49	0,0289	

Der Harn war stets hell, ohne irgend eine Blutbeimischung.

24. (XXIV) 3150 g. 11h 50′: 1 g Chloralhydrat 120 ccm angewärmtes Wasser per os. Von 2h 54′ bis 3h 20′ rechts 25 cm Widerstand, bis 4h 10′ 19 cm

Zeit	Links		Rechts		Bemerkungen
	Harn ccm	NaCl %	Harn ccm	NaCl %	
h ′ h ′					
1 00—2 54	3,8	—	4,0	—	Ohne Widerstand.
2 56 u. 2 58	—	—	—	—	Zus. 0,6 Diuretin intravenös.
3 20	10,7	0,42	6,8	0,40	Stockung der Harnabsonderung bis 3h 14′ beiderseits.
3 33	12,8	0,33	9,0	0,42	Der Harn ist hell und klar.
4 02 u. 05	—	—	—	—	Zus. 0,6 Diuretin intravenös.
4 10	23,1	0,33	11,2	0,16	Links viel Blut. Von jetzt ab alle Harnantheile blutig.

Diuretin und Kochsalzdiurese.

25. (XXIX) 1900 g. Vor Einführung der Ureterencanülen 13 ccm etwa 3%iger Kochsalzlösung intravenös. Dann Einlauf von 40 ccm. Links Canüle verlegt. Verlegung beseitigt. Rechts Widerstand = 27 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links		Rechts		Bemerkungen
		Harn ccm	NaCl %	Harn ccm	NaCl %	
h ′ h ′						
6 38—6 42	7	6,4	1,11	3,3	1,14	
6 55	—	8,6	1,28	2,5	1,31	6h 53′ 0,2 g Diuretin intravenös.
6 57	—	6,2	1,02	4,5	1,23	Starke Unruhe des Thieres.
7 01	—	6,1	0,91	3,0	0,93	7h 0,2 g Diuretin intravenös.
7 10	—	8,6	0,85	2,6	0,88	Stockung der Secretio bis 7h
7 25	—	11,5	0,82	3,0	0,76	06′. Harn beiderseits blutig.
7 28	13	7,3	0,99	3,6	0,93	
7 51	—	15,8	0,96	2,8	1,02	Harn jetzt sehr blutig, aber kein Hinderniss beim Ablauf.

26. (XXVIII) 2000 g. Das Thier erhält intravenös eine etwa 3%ige Kochsalzlösung. Von 11h 15′ bis 11h 47′ 68 ccm. Dann Widerstand links = 25,5 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Links		Rechts		Bemerkungen
		Harn ccm	NaCl %	Harn ccm	NaCl %	
h ′ h ′						
11 42—11 47	25	9,4	1,03	7,3	1,14	Ohne Widerstand.
11 50	7	9,1	0,99	8,1	1,05	Jetzt Widerstand.
11 59	—	7,4	1,05	13,6	1,07	Von 12h 7′ ab 23 cm Widerstand.
12 18	—	2,2	1,55	8,1	1,52	12h 15′ 0,2 g Diuretin.
12 25	—	4,5	1,61	4,0	1,43	12h 20′ 0,2 g Diuretin.
12 26½	—	2,3	0,94	3,6	0,90	Thier unruhig. Nach jedesmaliger Injection Stockung der Harnsecretion.
12 30	—	4,0	0,87	6,7	0,87	
1 28	—	6,8	1,05	22,4	1,03	1h 24′ 0,2 g Diuretin.
1 32	—	2,6	0,94	3,0	0,94	Harn wird blutig.
1 40	—	4,3	0,90	4,6	0,90	Harn sehr blutig.

27. (XV) 1482 g. Das Thier hatte zwei Tage gehungert. Am dritten Tage erhielt es Hafer. Am vierten Tage findet der Versuch statt. Harn vorher mit 0,46% Chloriden. Vor Einführung der Ureterencanülen 5 ccm einer 10%igen Kochsalzlösung. Widerstand beiderseitig = 23,5 cm.

Zeit	Einlauf ccm	Harn ccm	NaCl %
h ′ h ′			
3 44—3 55	10	21,9	1,02
		links rechts	links rechts
4 00	5	9,4 9,7	1,11 1,08
4 10	—	18,4	1,17
4 40	—	23,8	1,25
5 10	—	14,5	1,20

Jetzt Einlauf einer Lösung von etwa 3,5% Glaubersalz.

Zeit	Einlauf ccm	Harn ccm	NaCl %	Harn in 10′ ccm
h ′ h ′ 5 10 5 25	25	23,2	0,85	—
6 10	—	23,1	0,69	5,0
6 25	—	2,0	—	1,3
Jetzt Widerstand beseitigt.				
6 27	—	3,5	—	16,5
6 40	—	9,0	—	7,0
7 10	—	10,2	—	5,1
8 00	—	5,4	—	1,1

Beiträge zur Lehre von der Diurese.

VIII.

Weitere Versuche über die Wasseraufnahmefähigkeit.

Von

Wilh. Filehne und Dr. **Biberfeld.**

In einer früheren Mittheilung[1]) haben wir bereits die Möglichkeit in Erwägung gezogen, es möchten ihrem inneren Wesen nach die Wirkungen des Coffeïns auf die Substanz der verschiedenen Organe: Muskeln, Nervenapparate, Niere, auf gleichen oder analogen Aenderungen des Protoplasmas beruhen. Nun hatten wir gezeigt, dass die durch ein Purinderivat beeinflusste Niere in einer 0,6 %igen Kochsalzlösung weniger Wasser aufnehme (innerhalb einer gewissen Zeit) als die normale der anderen Seite. In analoger Weise haben wir Versuche an Frosch- und an Kaninchenmuskeln angestellt, über die jetzt berichtet werden soll.

In allen Versuchen haben wir zur Controle die Wasseraufnahmefähigkeit des dem vergifteten entsprechenden unvergifteten Muskels der anderen Seite bestimmt. Die Anordnung war bei den Froschversuchen im Einzelnen folgende: Der eine Gastrocnemius eines mittelgrossen Frosches (z. Th. Esculenten, z. Th. Temporarien) wird exstirpirt (selbstverständlich unter Abbindung der zugehörigen Arterie); dann wird in den den anderen Gastrocnemius bedeckenden Lymphsack das betreffende Purinderivat (Diuretin, Theobromin, Coffeïn) in Substanz gebracht.

Sobald deutliche Anzeichen der Wirkung vorhanden sind, wird auch dieser Muskel herausgenommen. Beide werden in gleicher Weise sofort nach ihrer Herausnahme mit Filtrirpapier oberflächlich abgetrocknet und in kleine Wägegläser mit eingeschliffenem Glasstöpsel gebracht, möglichst schnell (auf der analytischen Waage) gewogen (das Gewicht der benutzten Muskeln schwankte in den einzelnen

1) Dieses Archiv Bd. 91 S. 569.

Versuchen zwischen ca. 0,6—0,8 g), für 30 Minuten in Kochsalzlösungen von verschiedener Concentration gelegt und nach Abtrocknen wieder in denselben Gläsern gewogen. Für den normalen Froschmuskel ergab sich auch hier wieder in Uebereinstimmung mit der Loeb'schen Angabe, dass er in einer 0,7—0,8 %igen NaCl-Lösung in der angegebenen Zeit an Gewicht constant blieb; in Lösungen geringerer Concentration nahm er zu (in den einzelnen Versuchen schwankend von 1,9—11,7 % seines Anfangsgewichts), in Lösungen höherer Concentration ab. Der mit den Purinderivaten behandelte Muskel zeigte fast ausnahmslos eine Aenderung in dem Sinne, dass er in hypisotonischen Lösungen mehr zunahm als der normale Muskel der anderen Seite, und dass er auch in Lösungen, in denen der normale Muskel bereits eben etwas abnahm, noch eine, wenn auch geringe Zunahme aufwies. Als Beispiel seien hier folgende zwei Versuche angeführt:

I. Esculenta; der rechte Gastrocnemius wird herausgenommen, abgetrocknet, gewogen, für 30 Minuten in 0,6 %ige Kochsalzlösung gelegt, abgetrocknet, wieder gewogen. Zunahme = 1,9 % (des Anfangsgewichts); in den Lymphsack des l. Gastrocnemius wird ca. 0,1 Diuretin in Substanz gebracht; nachdem der Muskel fühlbar steifer geworden ist, wird er herausgenommen und in derselben Weise wie der rechte behandelt: Zunahme 5,5 %.

II. Temporaria; gleiche Versuchsanordnung; beide Muskeln kommen für 30 Minuten in 0,85 %ige NaCl-Lösung: der normale rechte Gastrocnemius nimmt um 16,2 % ab, der (mit Coffeïn in Substanz) vergiftete linke um 0,6 % ab.

Nur ein Mal fanden wir bei einem Temporarien-Muskel, der mit Coffeïn behandelt war, eine Abnahme (in einer annähernd isotonischen NaCl-Lösung), während der normale der anderen Seite noch zunahm. Dieser Versuch unterschied sich insofern, von den anderen, als bei ihm das Coffeïn länger eingewirkt hatte, und der Muskel vollkommen starr geworden war.

Es lag nahe, die Abweichung von dem sonstigen Verhalten auf diese starke Veränderung zu beziehen. Wir machten desshalb einige Versuche mit Nitrobenzol, das ja ebenfalls Muskelstarre hervorbringt. Die Versuchsanordnung war hier folgende: Die Aorta abdominalis (bei Esculenten) wird abgebunden, eine Canüle in die eine Iliaca eingeführt und dann (nach vorheriger Herausnahme des Gastrocnemius der anderen Seite) Nitrobenzol injicirt. Beide Muskeln wurden dann nach der Wägung für 30 Minuten in ca. 0,8 %ige Lösung gelegt. Das Ergebniss war, dass in drei Versuchen der vergiftete Muskel

abnahm, während der normale noch zunahm; in einem Versuche nahm im Gegensatz hierzu der vergiftete erheblich mehr zu als der normale. Bei der Besichtigung fanden wir, dass in den erstgenannten drei Versuchen, in denen 0,15—1,0 Nitrobenzol theils ungemischt, theils mit Olivenöl zu gleichen Theilen eingespritzt worden war, der Muskel stark verändert aussah: missfarbig, trübe, z. Th. war er auch sehr erheblich verkürzt und presste während der ersten Wägung Flüssigkeit aus; dagegen sah bei dem vierten im Resultate abweichenden Versuche (bei dem nur 0,1 Nitrobenzol + 0,1 Oel injicirt worden war) der Muskel fast normal aus. Es scheint also nach unseren allerdings wenig zahlreichen Versuchen der durch Coffeïn und Nitrobenzol todtenstarr gemachte Muskel osmotisch sich anders zu verhalten als der mit diesen Stoffen vergiftete, aber noch lebende Muskel.

Die Versuche am Kaninchenmuskel haben wir in folgender Weise angestellt: In die eine Art. femor. wird eine Canüle eingebunden und 10 ccm 0,45 %ige NaCl-Lösung injicirt; dann wird die Unterschenkelmuskulatur freigelegt und ein Stück (ca. 1,5 g) aus dem Wadenmuskel excidirt. In der gleichen Weise wird das andere Bein behandelt, nur mit dem Unterschiede, dass die injicirten 10 ccm der 0,45 %igen Kochsalzlösung noch 0,1 Coffeïn enthielten. Das Ergebniss war in den vier angestellten Doppelversuchen gleichartig, nämlich dass bei 30 Minuten langem Verweilen in 0,9 %iger NaCl-Lösung der mit Coffeïn vergiftete Muskel erheblich mehr an Gewicht zunahm als der normale; wurden die Stücke in 2,2 %ige Kochsalzlösung gelegt, so nahm der normale Muskel meist ab, während der andere stets zunahm.

Wir wie also sehen, nimmt sowohl der Frosch- wie der Kaninchenmuskel unter dem Einflusse eines Purinderivates (vom todtenstarren Muskel können wir hier absehen) aus einer hypisotonischen Kochsalzlösung mehr Wasser auf als der sonst gleich behandelte normale Muskel. Für die Niere haben wir (l. c.) eine Verschiebung des osmotischen Gleichgewichts in der umgekehrten Richtung festgestellt. Nun waren ja allerdings, wie erörtert, die untersuchten Nieren „diuretisch“, und es fragte sich, ob die Einwirkung des Purinderivates an sich oder die durch diese veranlasste Durchtränkung des Nierengewebes dort die gegentheilige Verschiebung verursachte. Es war desshalb wünschenswerth, eine durch ein Purinderivat beeinflusste, nicht diuretische Niere zu prüfen. Wir stellten desshalb an Hunden Versuche mit Coffeïn an, welches ja bei diesen Thieren einerseits im

Princip Diureticum ist, andererseits aber ohne gleichzeitige Anwendung eines Narkoticums keine Diurese verursacht. Wir exstirpirten die linke Niere, gaben dann 0,15 Coffeïn (eine höhere Dosis war schlecht angängig, da sonst bei der geringen Löslichkeit des Coffeïns eine versuchsstörende Menge des Lösungsmittels hätte mitgegeben werden müssen) in möglichst wenig physiologischer Kochsalzlösung intravenös und nahmen nach Ablauf von etwa 30 Minuten die andere Niere heraus, die in den drei angestellten Versuchen keinerlei diuretische Durchtränkung zeigte. Beide Nieren wurden in der (l. c.) angegebenen Weise zerlegt, Stücke aus der Rinde herausgeschnitten, unter denselben Cautelen wie die Muskeln gewogen, und ihre Gewichtsänderung in 0,9 %iger Kochsalzlösung wurde bestimmt. In einem Versuche war kein Unterschied zwischen links und rechts erkennbar; in den beiden anderen hatten die normalen Rindenstücke um 11,6 % gegen 9,8 resp. 5,4 % gegen 4,5 % der vergifteten zugenommen. In diesen beiden Versuchen entsprach also das Verhalten der Coffeïn-Niere beim Hunde trotz mangelnder Diurese dem der purin-diuretischen Kaninchenniere.

Wenn man nun aus diesen ja wenig zahlreichen Coffeïn-Versuchen, von denen zwei gleichsinnig verlaufen sind und der dritte kein entgegengesetztes Resultat geliefert hat, im Zusammenhang mit den an der Diuretin-Niere gewonnenen Ergebnissen einen Schluss ziehen will, so wäre es folgender: Theobromin, Coffeïn u. s. w. verschieben das osmotische Gleichgewicht am Muskel in umgekehrter Richtung wie an der Niere. Während der behandelte Muskel mehr Wasser aus hypisotonischen Lösungen aufnimmt als der normale, nimmt die behandelte Niere weniger an Gewicht zu als die normale. Dieses gegentheilige Verhalten könnte aber dennoch auf eine in ihrem Wesen gleichartige Beeinflussung beider Gewebe zurückzuführen sein. Es wäre nämlich denkbar, dass bei beiden — Muskel- und Nierensubstanz — durch die Purinderivate das Wasseranziehungsvermögen gesteigert wird. In der Niere kann diese „Avidität“ in Hinblick auf die grosse Berührungsoberfläche zwischen Epithelzellen und Körperflüssigkeiten (Lymphe, Blut und eventuell auch Harn) schnell befriedigt werden, so dass später beim Verweilen in unserer NaCl-Lösung nichts mehr aufgenommen werden kann. Der Muskel ist ja in minder günstiger Lage und kommt daher noch ungesättigt in die Kochsalzlösung. — Ob dieser letztere Gedanke zutreffend ist, kann zur Zeit selbstverständlich noch nicht gesagt werden.

Aber wie dem auch sei, jedenfalls müssen wir wohl annehmen, dass in Bezug auf Wasseraufnahme die Niere durch Purinderivate ebenso wie der Muskel eigenartig, „specifisch" beeinflusst wird. Und wenn nun auch die Aenderung der Aufnahmefähigkeit für Wasser nicht ohne Weiteres in Beziehung zur Diurese gebracht werden kann, so liegt es doch nahe, auch die Diurese als durch directe Einwirkung auf das Nierengewebe hervorgebracht anzusehen. Und das wird um so eher anzunehmen sein, als auch die Untersuchungen über den Salzgehalt des Blutes und der Lymphe nach Einbringung von Purinabkömmlingen (vgl. an d. angeführten Stelle S. 569) keine verwerthbaren Aenderungen haben finden lassen, die etwa auf das Vorliegen einer indirecten Kochsalzdiurese hätten hinweisen können.

Die Blutuntersuchungen wurden an Kaninchen, die Lymphversuche an Katzen und Hunden gemacht, und zwar wurde beim Blute der NaCl-Gehalt des Serums bestimmt; die Lymphe (aus einer Fistel des Duct. thoracicus) wurde in Magnesiumsulfat aufgefangen und in toto untersucht. Bei den Blutuntersuchungen fanden wir stets ein Gleichbleiben oder ein Herabsinken der Concentration, niemals eine Steigerung, während in der Lymphe einige Male die Concentration anstieg, in anderen Versuchen etwas sank. Doch ist es unseres Erachtens nicht erlaubt, bei der relativen Geringfügigkeit der von uns im Blute gefundenen Unterschiede, hieraus irgend welche Schlüsse zu ziehen. Wir haben also keine Veranlassung, anzunehmen, dass die durch Purinderivate erzeugte Diurese auf einer Verminderung der Fähigkeit des Blutes oder der Gewebe beruhe, ihren Kochsalzgehalt auf einer gewissen Höhe zu erhalten.

Anhang.

Die Veränderung der Structur der Muskeln durch Coffeïn, Nitrobenzol, conc. Salzlösungen und Purin.

Im Anschluss an die oben erwähnten Versuche über die Aenderungen in der Wasseraufnahmefähigkeit der Muskeln in Folge von Coffeïn und Nitrobenzol haben wir auch untersucht, inwieweit sich mikroskopisch die Einwirkung dieser Körper auf die einzelnen Fibrillen als wirklich specifisch und different ermitteln lasse. Zum Vergleich haben wir das Verhalten der Muskelfasern unter dem Einfluss conc. Purin- und conc. Salzlösung (10—20 %iger NaCl-Lösung) herangezogen. Es ergab sich uns hierbei Folgendes:

Coffeïn. Lässt man zu einem mässig mit 0,6 %iger NaCl-Lösung befeuchteten Zupfpräparat aus einem Esculenten-Gastrocnemius einen Tropfen einer 1 %igen Coffeïnlösung (in dest. Wasser) zufliessen, so sieht man eine sehr heftige Reaction[1]); die vorher lang ausgestreckten Fibrillen gerathen in zuckende Bewegung, schnellen hin und her; dann ziehen sie sich bald in Krümmungen zusammen, verdicken sich im Ganzen und an einzelnen Stellen, und die vorher durchscheinenden und zarten, normal gezeichneten Fibrillen nehmen ein höckriges und granulirtes, undurchsichtiges (dunkles) Aussehen an. Mit Erreichung dieses Stadiums hören die Bewegungen auf. Das Sarkolemm läuft annähernd continuirlich gekrümmt ohne Zickzack, der Inhalt dagegen zeigt ein etwas scholliges, einigermaassen geldrollenähnliches Aussehen. Der ganze Vorgang ist in wenigen Secunden abgelaufen. — Bei schwächerer Concentration von ca. 1 ‰—2 ‰ erfolgen die Bewegungen langsamer, sind nicht so intensiv, sind wurmähnlich, halten lange an; das Absterben ist ein protrahirtes.

Nitrobenzol. Es empfiehlt sich, beim Zerzupfen möglichst wenig 0,6 %ige Kochsalzlösung zu nehmen, da sonst das Nitrobenzol schlecht an die Muskelfasern herankommen kann. — Sofort nach dem Aufträufeln des Nitrobenzols fangen die Fibrillen an, sich zu bewegen, wenn auch nicht so lebhaft wie beim Coffeïn; auch sind die Bewegungen hier mehr dem Durcheinanderkriechen von Regenwürmern vergleichbar. Die sich sehr bald ausbildenden Veränderungen der Muskelsubstanz sind im Wesentlichen dieselben wie beim Coffeïn; nur sind sie etwas unregelmässiger.

Zusatz von conc. Kochsalzlösung (ebenso conc. Harnstofflösung) gibt ein durchaus anderes Bild. Es tritt zwar ebenfalls sofort nach dem Zufliessen eine Bewegung auf, diese hat aber einen ganz anderen Charakter als die eben beschriebene. Während beim Coffeïn im Ganzen genommen die Bewegungen im Sinne einer continuirlichen Krümmung erfolgten, hat man hier den Eindruck, als versteiften sich die Fibrillen an einzelnen Stellen, streckten sich und klappten dann an dazwischenliegenden Stellen zusammen. Die Formveränderungen bestehen hauptsächlich in Verschmälerung der Fasern, die sich dabei merklich glasartig aufhellen und streckenlang sehr scharf gezeichnete Conturen zeigen; dazwischen liegen verdickte

1) Vgl. Schmiedeberg, Berichte der Deutsch. chem. Gesellsch. Bd. 2 S. 2550 ff. 1901.

Stellen; auch an den freien Enden der Fasern sieht man Verdickungen, die durch hervorgequollenen Inhalt gebildet werden, so dass es den Anschein hat, als ob der Sarkolemmschlauch für den Inhalt zu eng geworden sei. Im Ganzen betrachtet haben die Fibrillen nach Beendigung des sehr schnell ablaufenden Vorganges das Aussehen von durch einander liegenden, glasigen Röhrenknochen ähnlichen Gebilden.

Bei Purin (von dem uns durch die überaus grosse Freundlichkeit des Herrn Emil Fischer, Berlin, ein kleines Quantum zur Verfügung stand) hatte das Zufliessenlassen einer 10 %igen Lösung fast gar keinen Effect; die Fibrillen behielten im Wesentlichen ihr Aussehen, sowohl in Bezug auf Form als Durchsichtigkeit. Bei Zusatz von ca. 20 %iger Lösung tritt recht langsam eine Veränderung auf; diese gleicht fast vollkommen der durch nicht zu concentrirte Salzlösung hervorgerufenen. Im Besonderen fehlten die starke continuirliche Krümmung, die höckrige Verdickung und das Dunkelwerden des Inhalts, was alles für Coffeïn so charakteristisch ist. Auch bei einer 30—40 %igen Lösung sind die verursachten Aenderungen nur, wie folgt, von der einer 20 %igen Lösung verschieden: Die Bewegungen sind etwas stärker, die Fibrillen bleiben hell, verschmälern sich weniger als bei einer entsprechenden Salzlösung, und — was als besonders eigenartig erscheint — die einzelne Faser zeigt durchgehends eine zierliche, feine Querfältelung, die sich gleichartig über die ganze Faser hin erstreckt. An einzelnen Stellen sieht man den Sarkolemmaschlauch sich in flachem Bogen von der veränderten Muskelsubstanz abheben.

Diese Versuche wurden an Esculenten angestellt, doch liessen einige vergleichende Versuche an Temporarien kein wesentliches Abweichen erkennen; nur sah man bei Anwendung einer 0,5—1 %igen Coffeïnlösung an einzelnen Stellen den Fibrillen seitlich aufsitzende blasige Kugelsegmente von blassem, durchsichtigem Aussehen, die offenbar dadurch entstehen, dass bei der schnellen Gerinnung der Muskelsubstanz Flüssigkeit ausgepresst wird und diese dann das Sarkolemm abhebt. Die mit den Purinlösungen erhaltenen Bilder waren ebenfalls dieselben wie bei den Esculenten; nur ist statt der zierlichen Querfältelung eine gröbere Segmentirung erkennbar.

Wir haben also gesehen, dass die Beeinflussung der Muskelsubstanz durch Coffeïn und Nitrobenzol sich auch unter dem Mikroskop als specifisch und unter einander im Wesentlichen gleichartig,

im Gegensatz zu den durch concentrirte Salzlösungen hervorgebrachten Bildern, erkennen lässt. Während bei diesen durch die Wasserentziehung die Fibrillen schrumpfen und durchsichtiger werden, ballen sie sich beim Coffeïn und Nitrobenzol zusammen, werden höckrig und dunkel. Die durch Purineinwirkung erzeugten Veränderungen an den Muskelfasern ähneln mikroskopisch durchaus den bei Salzlösungen erhaltenen; niemals war das für Coffeïn und Nitrobenzol so charakteristische Zusammenballen und Dunklerwerden zu constatiren. Wir können daher für die Purineinwirkung die Angaben Schmiedeberg's (Ber. d. Deutsch. chem. Ges. Bd. 2 S. 2552 1901): „Dagegen gelang es leicht, an isolirten, lebenden Muskelfasern unter dem Mikroskop die gleiche Wirkung festzustellen, wie sie oben vom Coffeïn beschrieben ist," nicht bestätigen.

Ueber Kraft- und Stoffwechsel im Hochgebirge.

Von

Ferdinand Hueppe.

Wenn man Hochtouren unternimmt, ist es, wie bei jeder anderen anstrengenden Körperübung, selbstverständlich, dass die Kraftleistung, welche zu Wege gebracht wird, nur auf Kosten der Energie aus den Einnahmen des Körpers ausgeführt werden kann, dass sich also der Kraftwechsel mit dem Stoffwechsel in Einklang befinden muss [1]).

Die Beurtheilung des Kraftwechsels erscheint dem mechanisch Geschulten von vornherein ziemlich einfach. Wir haben mit Körper, Kleidung, Gepäck eine Last von einer bestimmten Anzahl von Kilogrammen (kg) auf eine bestimmte Höhe von Metern (m) zu heben, können also die Leistung als Product beider Grössen in Kilogrammmetern (kgm) ausdrücken. Aber mit dem Momente, wo wir die Höhe erreicht haben, macht sich gegenüber dem Heben einer todten Last ein Unterschied bemerkbar. Nach dem Gesetze von der Aequivalenz der Kräfte würde ein auf eine bestimmte Höhe gehobenes Gewicht diese seine Energie der Lage, wenn es fiele, unten angekommen als kinetische Energie wieder quantitativ zur Verfügung stellen, die zur Hebung des Gewichtes auf diese Höhe ursprünglich aufgewendet wurde.

Wenn aber der Bergsteiger in dieser Weise seinen Abstieg bewerkstelligen sollte, so würde seine lebendige Kraft unten als todter Alpinist zum Vorschein kommen. Ausserdem muss Jedem das besondere Ermüdungsgefühl beim Abstieg sagen, dass beim Bergabsteigen keine Kraft gewonnen, sondern dazu vielmehr weitere Kraft erforderlich ist. Es gilt eben, die beschleunigende Wirkung der Schwerkraft nach abwärts in eine mehr gleichmässige Bewegung zu

---

1) Den Inhalt dieser Abhandlung habe ich zuerst in einem Vortrage mitgetheilt, den ich am 27. November 1902 in der Section „Prag“ des deutsch. und österr. Alpenvereins gehalten habe.

verwandeln und diese Fallhemmung des durch seine eigene Schwere nach abwärts strebenden Körpers durch Muskelthätigkeit und verstärkte Reibung am Boden herbeizuführen.

Im Gegensatze zum Aufwärtsheben des Körpers, wobei die Muskulatur des Unterkörpers mit fast 60 % der Gesammtmuskulatur ziemlich gleichmässig betheiligt ist, ist mit dem Abwärtssteigen eine einseitige Inanspruchnahme bestimmter Muskelgruppen, besonders des vierköpfigen Beinstreckers, verbunden. Dies bewirkt, dass das Müdigkeitsgefühl beim Abstieg 'gewöhnlich noch deutlicher ist als beim Aufstieg. Wenn auch das Tragen der Last beim Abstieg eine geringere Leistung erfordert, so ist der Abstieg wegen der Inanspruchnahme der Muskulatur als eine Kraftleistung der Kraftleistung des Aufstieges hinzuzuaddiren. Ich will aber bei meinen weiteren Ausführungen die Kraftleistung beim Abstiege ausser Betracht lassen, weil sie sich nicht so exact in Rechnung stellen lässt, und weil wir als Ziel festhalten wollen das Erreichen einer bestimmten Höhe.

Bei einer solchen Kraftleistung bemerken wir bald, dass die gewöhnliche Athmung versagt, dass wir schneller athmen müssen, dass das Herz und die Pulse schneller schlagen, dass wir warm werden. Das sind aber ziemlich dieselben Dinge, wie wir sie auch in der Ebene bei jeder stärkeren Bewegung wahrnehmen, und die bei manchen körperlichen Uebungen sogar in höherem Grade vorkommen. Beim Rudern wird die Athmung, beim Laufen und Radfahren das Herz stärker in Anspruch genommen, als es beim Bergsteigen meistens der Fall ist.

Man könnte desshalb geneigt sein, die Erscheinungen, die sich beim Bergsteigen einstellen, aufzufassen einmal als Ausdruck einer schweren Körperübung überhaupt und dann einer Körperübung, an die wir in der Ebene oder im Hügellande überhaupt nicht oder im Mittelgebirge nicht genügend gewöhnt sind. Wir wissen aber, dass jede nicht geübte Bewegung unseren Körper mehr hernimmt als eine, an die wir gewöhnt sind, weil ungeübte Muskeln sowohl mechanisch als chemisch weniger ökonomisch arbeiten, weil sie relativ mehr Wärme und relativ weniger mechanische Arbeit liefern. Man könnte desshalb daran denken, dass die Ermüdungserscheinungen in den Bergen nur die Folge eines mangelnden Trainings sind. So befand ich mich bei meiner ersten grösseren Bergbesteigung von ca. 3000 m, nachdem ich mich vorher eingeübt hatte, so wohl,

dass ich geneigt war, das schlechte körperliche Befinden Anderer ausschliesslich dem Mangel an Training zuzuschreiben.

Aber eine ruhige Ueberlegung musste bald erkennen lassen, dass, trotzdem alle Erscheinungen aus Mangel an Training erklärt werden könnten, im Hochgebirge für den Kraft- und Stoffwechsel noch ganz besondere Erscheinungen sich hinzugesellen. Es war mir aus der Literatur und aus Besprechungen mit Schweizer Aerzten bekannt, dass erfahrene Aerzte den Patienten, welche wegen Tuberkulose das dortige Hochgebirge aufsuchten — diese Orte, wie Davos, 1560 m, das Engadin, etwa von Schuls ab 1210—1856 m, Arosa, 1740—1840 m, liegen unter 2000 m —, den Rath gaben, in einer mittleren Höhe, also unter 1000 m, erst einen Uebergang durchzumachen.

Aber in diesen Fällen handelt es sich um kranke oder in ihrer Widerstandsfähigkeit geschwächte Menschen, besonders mit schwachem Herzen und schwachen Lungen.

Für den Gesunden liegen aber Erfahrungen vor, dass in grösseren Höhen sich auch sogar bei sehr Kräftigen Besonderheiten des Gebirges geltend machen, welche dieselben Organe betreffen. Wir fassen dieselben unter dem Namen der Bergkrankheit zusammen. Die erste Beschreibung derselben rührt von da Costa aus dem 15. Jahrhunderte her und betrifft die dort Puna genannte Erkrankung in den Anden von Südamerika. Aus den Anden liegen dann bis in die neueste Zeit viele derartige Beobachtungen vor, z. B. von Alexander von Humboldt, Tschudi, Pöppig bis zu Güssfeld, Whymper, Conway in unseren Tagen. Bei der ersten Montblanc-Besteigung von Saussure wurden ähnliche Erscheinungen auch in unseren Alpen beobachtet, seit der Zeit wiederholt vermerkt und von Mosso und Zuntz im letzten Decennium exact untersucht. Vor Saussure's Versuchen fürchtete man die Höhen, weil man glaubte, dass der Bergsteiger „von der Erweiterung der inneren Körperlast eine Ruptur oder Zerspringen seiner Adern“ zu befürchten habe, und G. Detharding meinte 1705 weiter, „dass das Heimweh der Schweizer von ihrer langen Gewohnheit an eine unreine, in den Bergen eingeschlossene Luft“ herrühre. So ändern sich die Ansichten! Jetzt sind wir wohl alle trotz allen Receptschreibens überzeugt, dass keines der vielen neuen Heilmittel auf —ol an die Bedeutung von Tirol heranreicht, und dass das Engadin alle Panaceen auf —in weit übertrifft.

Dann haben die Ballonaufstiege uns die Kenntniss von ganz ähnlichen Erscheinungen vermittelt. Nur traten bei den Ballonfahrten nicht alle die Symptome gleich schwer auf, die beim Bergsteigen vermerkt wurden. Französische Autoren waren desshalb eine Zeit lang geneigt, Bergkrankheit und Ballonkrankheit zu trennen. Alle Erscheinungen beim Ballonaufstieg lassen sich aus der Luftverdünnung und aus dem damit parallel gehenden Mangel an Sauerstoff in der Luft, also durch Dyspnoë oder Asphyxie erklären. Es stellt sich oberflächliches Athmen, Mangel an Luft, Schnappen nach Luft, Schlafsucht, Ohnmacht ein; der Pulsschlag ist beschleunigt und oberflächlich; es besteht grosse Müdigkeit; dazu tritt Uebelkeit und Brechneigung.

Beim Bergsteigen sind alle diese Symptome vorhanden; nur tritt die Erschwerung der Athmung und die Mattigkeit und Unfähigkeit, etwas körperlich zu leisten, in stärkerem Maasse hervor. Aber dieser Unterschied erklärt sich eben aus dem Mangel an Bewegung auf der einen, der stärkeren Muskelthätigkeit auf der anderen Seite. Treten beim Bergsteigen die Erscheinungen der Muskelermüdung zuerst auffallend hervor, so machen sich im Ballon die secundären Momente der Insolation und Kälte um so reiner bemerkbar. In beiden Fällen handelt es sich bei genauer Analyse der Erscheinungen um dieselben Verhältnisse, nur modificirt durch die mechanischen Nebenbedingungen in der Art des Aufsteigens.

Aus diesem Umstande erklärt sich auch, dass im Ballon die extremen Erscheinungen erst bei viel grösserer Höhe eintreten als im Gebirge. Im Gebirge wieder liegt die Grenze nach den verschiedensten Mittheilungen in den Tropenhochgebirgen, Anden und Himalaya, höher als in Europa. Dies dürfte sich durch secundäre Momente erklären, nämlich daraus, dass die Schneegrenze auf die Feuchtigkeit, Temperatur, Elektricitätsvertheilung der Luft von Einfluss ist. Ist es aber richtig, dass sich die Symptome aus der Verdünnung der Luft und ihren Folgen erklären lassen, so muss es eine physiologisch bestimmbare Grenze geben, bei der die Symptome auftreten müssen. Aber diese Grenze muss durch accessorische Einflüsse der Umgebung und durch secundäre Einflüsse der einzelnen Persönlichkeiten Verschiebungen erfahren können. Bei der Ballonfahrt Tissandier's wurde er selbst nur ohnmächtig, seine Gefährten Crocé-Spinelli und Sivel starben

zwischen 7—8000 m; Glaisher wurde erst zwischen 8500 bis 9000 m besinnungslos. Die bis jetzt überhaupt erreichte grösste Höhe erzielten 1901 Berson und Süring im Ballon mit 10500 m (202 mm Hg), aber nur mit Hülfe von Sauerstoffeinathmung.

Die höchsten dauernd bewohnten Orte sind in den Anden das Observatorium El Misti 5880 m, das höchste Observatorium der Welt auf dem 6100 m hohen Vulkan von Arequipa, das Observatorium am Chachani in der Höhe von 5075 m, das Bergwerk Villacota, 5042 m, — diese drei in Peru —, Dorf Sanct Vincente in Bolivia, 4580 m. In Nordamerika das Observatorium auf Pickes Peak, Colorado, 4308 m. Im Himalaya Thok djalung, 4980 m, und Kloster Hanle in Tibet, 4610 m, die Poststation Runeihuassi, 4337 m, und Gya in Kaschmir, 4130. In Europa Montblanc, 4810, Hütte „Königin Margherita" am Monte Rosa, 4500 m. Die anderen liegen bedeutend tiefer, z. B. das Observatorium auf dem Sonnenblick, 3105 m, das Knappenhaus in der Fleiss, 2740 m, und das Berghaus am Hohen Goldberg, 2341 m, in den Hohen Tauern, Pic du Midi in Frankreich, 2895 m, Observatorium Tourmalet in den Pyrenäen, 2120 m, während sich der Wendelstein sogar mit 1720 m begnügen muss. Man sieht daraus, dass die Grenze der längeren oder dauernden Bewohnbarkeit schon erfahrungsgemäss bei 5000 m festgestellt ist.

Gegen die Höhen, die im Ballon erreicht wurden, fallen die Berghöhen ab. In Südamerika wurde der Aconcagua in Chile zuerst 1897 von Zurbriggen ganz erstiegen, nachdem Güssfeld 1883 bereits eine Höhe von 6560 m erreicht hatte; Güssfeld gibt die Höhe des Berges mit 6970 m an, während Fitz-Gerald sie auf 7320 m schätzt. Während sich bei der Besteigung des Aconcagua stärkere Erscheinungen der Bergkrankheit wahrnehmbar machten, hatte Whymper bei Besteigung des Chimborasso, 6253 m, nur Ermüdungs- und Athmungsbeschwerden.

Im Himalaya hatten die Gebrüder Schlagintweit auf dem Ibi Gamin zuerst die Höhe von 6780 m erreicht und litten ausser an starker Ermüdung nicht. Im Gebiete des Kanchinjinga wurden 1899 angeblich Pässe von über 7000 m mit 50 Trägern überschritten. Dabei litt Garwood etwas, Douglas W. Freshfield wenig, Dover gar nicht; letzterer hatte guten Appetit und nahm sogar um 6 Pfund zu. Im Gegensatz hierzu litt Sven Hedin in Hoch-Tibet in Höhen über 5000 m mit seinen Begleitern bei gleichzeitig

grosser Kälte ganz entsetzlich durch den Mangel an Luft, der nur beim Reiten erträglich war.

Für unsere Alpen sind die Angaben äusserst wechselnd. Manche Leute zeigen schon bei 3000 m Symptome. Bei vielen treten sie erst bei über 4000 m auf, und manche bekommen sie auf den höchsten Spitzen bei uns nicht deutlich. Bei Manchen gehen die Anfälle schnell vorüber, bei Anderen halten sie an. Von der unverhältnissmässigen Muskelermüdung und der Erschwerung der Athmung wird wohl Niemand ganz verschont bei Höhen über 4000 m, während die beängstigenden acuten Symptome, starke Kräfteabnahme, Bewusstlosigkeit, Schlaflosigkeit, Uebelkeit und Erbrechen, nach den Individuen sehr wechseln und selbst über 5000 m fehlen können.

Es hat sich weiter herausgestellt, dass die Widerstandsfähigkeit gegen die Bergkrankheit von accessorischen Einflüssen abhängig ist, auf die ich noch zu sprechen komme, und dass sie individuell herabgesetzt werden kann durch Excesse, die als Gift auf das Nervensystem oder das Herz einwirken. So hat Mosso beobachtet, dass ein sehr geübter Bergsteiger nach einem alkoholreichen Abschiede schon bei 2500 m Symptome zeigte, also einen regelrechten Bergkater hatte. Ich habe bei 2300 m am Fluelapass einen typischen Anfall gesehen bei Jemandem, der in Folge vorausgegangener schmerzhafter Erkrankung mehrere Morphiuminjectionen erhalten hatte. Nach englischen Berichten soll in Folge zu starken Genusses von Thee und Tabak Aehnliches eintreten.

Zu diesen Erfahrungsthatsachen gesellen sich noch Versuche über den Einfluss von comprimirter und verdünnter Luft auf den Organismus.

Aus allen diesen Beobachtungen und Feststellungen geht nun Eines unwiderleglich hervor: dass im Hochgebirge thatsächlich zu den Einflüssen der Körperanstrengung als solcher sich noch ein besonderer Einfluss hinzuaddirt, der als Folge des Sauerstoffmangels aufgefasst werden muss, der seinerseits wieder Folge der Luftverdünnung ist.

Diese Umstände wirken aber auf den Kraft- und Stoffwechsel im Hochgebirge ganz ausserordentlich ein. Gelingt es uns, dieselben richtig zu deuten, so können wir dieselben verwerthen, um aus dem Hochgebirge in physiologischer und hygienischer Hinsicht Nutzen zu ziehen.

Es ist das genau dieselbe Sache wie bei der Ausnützung der

einzelnen Körperübungen für die Erhöhung der körperlichen Leistungsfähigkeit. Wir können für jede Art von Körperübung, indem wir dieselbe auf das Höchste treiben, die besondere Ermüdungsform feststellen; z. B. Rudern führt zur Ermüdung der Athmungsorgane, Radfahren zur Herzermüdung.

Treiben wir nun diese Uebungen nicht bis zur äussersten Grenze, so können wir durch den vernünftigen Betrieb derselben im ersteren Falle die Athmungsorgane, im anderen Falle das Herz kräftigen. Ebenso werden wir, wenn wir die Besonderheiten, die uns das Hochgebirge in der Bergkrankheit kennen lehrt, verstehen, diese Besonderheiten ausnützen können, um uns durch das Hochgebirge hygienische Factoren zuzuführen, die uns in anderer Weise nicht zu Gebote stehen.

Wir müssen also versuchen, den Einfluss der verdünnten Luft auf den menschlichen Organismus zu erkennen. Hierbei tritt das individuelle Moment sofort in die Erscheinung. Es gibt Bergbewohner, denen trotzdem das Zeug zum richtigen Alpinisten fehlt. Andererseits gibt es in der Ebene Leute, die beim erstmaligen Besuche des Hochgebirges sich als die geborenen Ueberalpinisten erweisen.

Unser Organismus ist entsprechend der Höhe, in der wir uns dauernd aufhalten, auf einen bestimmten Luftdruck eingestellt. Sinkt der Druck mit der Höhe, so reicht bei irgend einer Höhe diese gewohnte Einstellung nicht mehr aus, und es bedarf einer neuen Einstellung, eines anderen Tonus. Für den Bewohner aus Orten in Meereshöhe oder nur wenig darüber ist der nachweisbare Beginn etwa bei 1000—1200 m.

Mechanisch nachweisbar macht sich die Abnahme des Luftdruckes zunächst auf die Lungen. Die Einathmung, welche activ durch die Muskulatur, besonders des Zwerchfells und der Zwischenrippenmuskeln, erfolgt, wird erschwert. Dagegen wird die passiv vor sich gehende elastische Zusammenziehung der Lungen bei der Ausathmung begünstigt und nimmt zu. Die Ausathmung wird also verlängert und vertieft, die Einathmung oberflächlicher. Die mittlere Spannung der Lungen und die Lungencapacität nimmt ab, während doch in Folge des geringeren Sauerstoffgehaltes der Höhenluft in der Zeiteinheit mehr Luft die Lungen passiren sollte. In Folge der stärkeren Zusammenziehung der Lungen muss man mehr Kraft aufwenden, um die Lungen im ausgedehnten Zustande zu erhalten.

Es wird also an die Athemmuskulatur eine höhere Anforderung gestellt und der Athemtypus der dünneren Luft angepasst. Die hierzu erforderliche Muskelanstrengung wird von dem Einen leichter geleistet als von einem Anderen, so dass wir hierbei einem individuell wechselnden Momente begegnen. Alexander v. Humboldt will die Beobachtung gemacht haben, dass die Kichua-Indianer in Peru als Anpassung an die verdünnte Luft des Hochgebirges einen grösseren, voluminöseren Thorax hatten; doch steht diese Beobachtung ganz vereinzelt. Die späteren Beobachtungen der Bergvölker und die neueren Untersuchungen über die Lungencapacität und das mechanische Verhalten der Athmung bei Alpinisten haben eine solche Anpassung sonst nirgends erkennen lassen, während die rein mechanische Aenderung des Athemtypus, wie sie oben dargelegt wurde, sich auch experimentell feststellen lässt. Die Ausdehnungsfähigkeit des Brustkorbes ist bei den Bergbewohnern nicht grösser als bei kräftigen Leuten in der Ebene.

In Folge dieser Aenderung der Athmungsmechanik verbreitert sich die Strombahn in der Lunge, der Widerstand gegen das Herz wird geringer, oder — anders ausgedrückt — der negative Druck auf das Herz nimmt zu, der Blutzufluss zur Lunge nimmt zu, der vom Herzen nach dem Körper ab. Als Folge haben wir vermehrte Zahl der Herzschläge, Kleinheit und Beschleunigung des Pulses und erschwerte Blutzufuhr zu den mehr arbeitenden Muskeln. Ein kräftiges Herz ist also ein Haupterforderniss für den Bergsteiger.

Diese Aenderung in der Mechanik von Herz und Lunge macht sich dann aber auf den Chemismus des Blutes geltend.

Um das ganz zu verstehen, müssen wir jetzt die Abnahme des Druckes mit der Höhe kurz betrachten. Die Abnahme des Druckes gestaltet sich in folgender Weise:

0 m	Höhe	entspricht	760 mm Quecksilberdruck (Hg)
1000 m	„	„	670 mm Hg
2000 m	„	„	592 mm Hg
3000 m	„	„	522 mm Hg
4000 m	„	„	460 mm Hg
5000 m	„	„	406 mm Hg
6000 m	„	„	358 mm Hg
7000 m	„	„	316 mm Hg
8000 m	„	„	279 mm Hg

Wir können rund annehmen, dass bei 2500 m = 500 mm Hg der Sauerstoffgehalt der Luft um 1/4, bei 5000 m = 400 mm Hg um 1/2 abgenommen hat.

Nun ist der Träger des Sauerstoffes im Körper das Hämoglobin der rothen Blutkörperchen. Wir wissen nun, dass die Sättigung des Hämoglobins mit Sauerstoff in weiten Grenzen unabhängig ist vom Gehalte der Luft an Sauerstoff. Bei einer Uebersättigung des Blutes mit Sauerstoff nimmt das Hämoglobin doch nicht mehr Sauerstoff auf, und bis zu einem Drucke von 400 mm Hg, also bei einer Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes der Luft auf die Hälfte desselben in Meereshöhe, ist noch eine volle Sättigung des Hämoglobins mit Sauerstoff vorhanden. Man kann desshalb geradezu sagen, dass die physiologische Grenze für das vollständige normale Functioniren des Körpers auch bei Muskelthätigkeit bei einer Höhe von 5000 m gegeben ist.

Erst bei geringerem Drucke tritt keine volle Sättigung des Hämoglobins mehr ein. Aber wir bedürfen auch nicht immer zur vollen Gewebsathmung dieser Sättigung. Vorübergehend oder unter ganz besonderen Umständen, wenn an die Gewebe weniger Anforderungen gestellt werden, z. B. in voller Ruhe im Ballon oder beim Aufenthalt in einem Observatorium, können wir mit weniger auskommen, also z. B. mit 90, vielleicht auch nur mit 80 % Sättigung.

Die Gewebe verhalten sich in der Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses verschieden, und darin dürfte wohl der Grund für die häufig vermerkten individuellen Schwankungen liegen. Fast stets handelt es sich in derartigen Fällen um einen kurzen und vorübergehenden Aufenthalt über 5000 m oder um ein ruhigeres Verhalten und bei Bewegung um kleine Leistungen in grossen Zeiträumen. Wir verstehen aber nun auch, dass ein Acclimatisiren durch den Aufenthalt in den grossen Höhen unmöglich ist. Das geht aus allen Besteigungen über 5000 m klar hervor. Würde ein partielles Sauerstoff-Deficit der Gewebe intensiver oder länger auftreten, so muss sich eine ungenügende Ernährung derselben, z. B. der Muskeln, in diesem Falle also Kraftlosigkeit und starke Ermüdung, einstellen, und diese Form der Bergkrankheit ist als Minimum Niemandem erlassen.

Bei Höhen über 4000 m ist schon im Ballon nachweisbar, dass

in den Lungenalveolen eine Abnahme der Sauerstoffspannung und eine Zunahme der Kohlensäurespannung eintritt. Während der Organismus auf die erstere nur schwer reagirt, beantwortet er aber feinste Unterschiede der Kohlensäurespannung sehr genau und prompt. Es findet nachweisbar eine Veränderung der Oxydationsprocesse statt, denn die Kohlensäure in den Lungen ist ja das Product der Verbrennung kohlenstoffhaltiger Bestandtheile der Nahrung bezüglich der Organe selbst, und zwar vollzieht sich diese Oxydation nur auf Kosten des stickstofffreien Materials und sogar bei Ansatz von Eiweiss, also bei gleichzeitiger Neubildung von Gewebselementen.

Der respiratorische Quotient, d. h. das Verhältniss der Kohlensäure zum Sauerstoff, wird in Folge dieses Verbrennungsprocesses im Körper erhöht. Es findet also, geradeso wie objectiv nachweisbar eine mechanische Aenderung eintritt, so auch exact nachweisbar eine chemische Veränderung in der Athmung statt. Wir wissen, dass etwas Aehnliches sich bei jeder körperlichen Anstrengung einstellt, wie es zuerst Edward Smith durch Kohlensäurebestimmungen der Ausathmungsluft bei verschieden intensiven Körperübungen festgestellt hat. Aber im Gebirge handelt es sich um mehr, um einen besonderen Einfluss der verdünnten Luft, weil diese Erscheinung auch bei Ruhe im Ballon zu Tage tritt, wie Zuntz und v. Schrötter kürzlich genauer festgestellt haben. Nach Zuntz und Löwy war die Oxydation auf dem Monte Rosa um das Doppelte gegenüber der in der Ebene erhöht.

Dass wirklich eine Aenderung und Verstärkung der Oxydationsprocesse eintritt, scheint auch aus anderen Untersuchungen hervorzugehen. Paul Bert hatte 1882 ermittelt, dass Blut von Thieren, die sich in einer Höhe von 3700 m befunden hatten, ein sehr viel grösseres Absorptionsvermögen für Sauerstoff hatte als das Blut der Thiere in der Ebene. In den letzten Jahren nun wurden in grösserem Maasse Untersuchungen darüber ausgeführt, ob die Zahl der rothen Blutkörperchen und das Hämoglobin, d. h. der Sauerstoffträger der rothen Blutkörperchen, im Hochgebirge vermehrt sei. Zunächst führte die Frage zu vielen Untersuchungen, welche die Methodik betrafen. In der letzten Zeit scheint sich endlich eine Klärung einzustellen. In der Bluteinheit ist die Zahl der rothen Blutkörperchen und des Hämoglobins in der Höhe deutlich vermehrt. Wie Abderhalden fand, enthält das Blut von Menschen und

Thieren aber sofort nach Erreichen der Höhe einen höheren Gehalt an rothen Blutkörperchen, an Hämoglobin und an Eiweiss. Wenn er Thiere in Basel (266 m) und St. Moritz (1856 m) verglich, war das Resultat stets eindeutig im Sinne einer Vermehrung. Als er aber nun die Thiere vergleichend vollständig entblutete, stellte es sich heraus, dass der absolute Gehalt des Gesammtblutes an Hämoglobin gleichgeblieben, dass also nur eine relative Vermehrung der rothen Blutkörperchen und des Hämoglobins eingetreten war. Dieses auffallende Verhalten lässt wohl keine andere Deutung zu, als dass in Folge des Aufenthaltes in der Höhe die Innervation der Gefässe, der sogenannte Tonus sofort ein anderer wird. Dies würde aber genau übereinstimmen mit derjenigen mechanischen Anpassung von Lunge und Herz, die bereits vorhin erwähnt wurde.

In anderen Worten lässt sich dies vielleicht so ausdrücken: In der verdünnten Luft muss das Hämoglobin wegen des geringeren Sauerstoffgehaltes der Luft in der Zeiteinheit beim Passieren durch die Lungen eine grössere Arbeit leisten in Bezug auf die Sauerstoffaufnahme, um sich zu sättigen, und dem passt sich das Gefässsystem durch einen erhöhten Tonus an. Es ist das, in etwas gesteigertem Maasse und ohne besondere Leistung, also als rein mechanische Anpassung, etwas Aehnliches, wie wir es in der Ebene künstlich durch ein scharfes Training erreichen. Das Blut wird wasserärmer und in seinem specifischen Gewicht erhöht.

Es scheint nun aber, dass darüber hinaus bei längerem Aufenthalte in der Höhe auch der absolute Gehalt an Hämoglobin zunimmt. So schrieb mir vor einigen Tagen Professor Zuntz, dass sich bei Entblutung der Thiere, die Monate lang auf dem Brienzer Rothhorn (2300 m) gehalten waren, im Vergleich zu den Controlthieren, die in Bern (538 m) geblieben waren, auch eine absolute Vermehrung des Hämoglobingehaltes ergeben hat.

Dieses Verhalten des Blutes in Bezug auf den Sauerstoffträger beweist in Verbindung mit der bereits besprochenen Aenderung des respiratorischen Quotienten, dass im Hochgebirge eine ganz gewaltige Aenderung und Steigerung des Stoffwechsels eintritt, wie sie in so eingehender und für den Organismus werthvoller Weise durch keinerlei Körperübungen in der Ebene zu Stande gebracht werden kann. Diese günstige Veränderung tritt aber schon bei geringer Thätigkeit und selbst in der

Ruhe ein, ist also auch für wenig kräftige Leute zugänglich, wenn sie nur noch für das Gebirgsklima kräftig genug sind. Es findet also auch eine chemische Einstellung des Organismus auf die Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes und auf die Abnahme des Luftdruckes statt.

Der Beginn dieser günstigen Veränderung scheint für den Menschen der Tiefebene bereits bei ca. 1000—1200 m zu liegen, nimmt über 3000 m noch zu, bis über 4000—5000 m die anderen Momente übercompensirend eintreten. Die Höhen von 1200—3500 m können sicher schon physiologisch grossartig wirken, wenn sie zielbewusst verwerthet werden; der Ehrgeiz der Recordbrecher und Spitzensammler ist zur Erzielung der physiologischen Wirkungen nicht nöthig, deren wir zur Ausnützung der Höhen für die persönliche Gesundheitspflege bedürfen.

Für leichte Formen der Lungentuberkulose und für Lungenschwache, die man gegen Lungentuberkulose schützen will, muss das Höhenklima mehr leisten als das der Ebene oder des Mittelgebirges. In diesem beschränkten Sinne und unter wesentlicher Aenderung der ätiologischen Auffassung hat der Begründer der Sanatorium-Behandlung der Tuberkulose, Brehmer, Recht behalten.

Geht die Abnahme des Luftdruckes über die Sättigungsmöglichkeit für Sauerstoff, indem im Ballon sehr bedeutende Höhen erreicht werden oder indem beim Steigen gewaltige Muskelarbeit vollbracht wird, so muss sich dies im letzteren Fall schon unter 5000 m in Folgeerscheinungen äussern können. Die Asphyxie führt zu Gehirncongestionen und durch cerebralen Reiz zu Uebelkeit und Brechneigung ohne Erbrechen. Nur wenn gleichzeitig ungeeignete Nahrungsmittel oder zu viel Nahrungsmittel genommen werden, kann auch Erbrechen erfolgen. In Folge der Anämie der Verdauungsorgane, welche sich einstellt, einerseits wegen der oben gekennzeichneten Veränderung der Blutvertheilung im grossen Kreislaufe und andererseits und noch mehr wegen der verstärkten und erschwerten Muskelarbeit, kann eine Herabsetzung des Appetits bis zur Abneigung gegen jede Speise eintreten. Auch die Ausnutzung der Speisen könnte leiden, weil unter diesen Umständen auch die Secretion der Verdauungsenzyme herabgesetzt ist und dann das Einspeicheln der Nahrung Schwierigkeiten macht. Uebrigens führt jede Muskelanstrengung an sich zu einer Aenderung in der Vertheilung des Blutes, weil die stärker arbeitenden Muskeln intensiver

ernährt werden müssen und desshalb ihre Blutfülle auf Kosten der anderen Organe zunimmt. Diesem Bedürfnisse arbeitet aber bis zu einem gewissen Grade die Veränderung im Kreislauftypus entgegen, was auch etwas zur schlechteren Ernährung und damit zur schnelleren Ermüdung der Muskeln beitragen dürfte.

Es ist desshalb begreiflich, dass die Folgeerscheinungen beim Bergsteigen sich in geringeren Höhen bemerkbar machen als im Ballon, wo eben nur der eine Factor, die Verdünnung der Luft, in Betracht kommt.

Muskelanstrengungen führen bisweilen zu einer acuten Erweiterung des Herzens; besonders betrifft dies die weniger muskelkräftige rechte Herzkammer.

Bei ungenügender Uebung können solche acute Herzerweiterungen grosse Gefahren bringen, wie man das von Gewaltmärschen bei Truppen und sportlichen Uebertreibungen beim Gehen und Radfahren kennt. Bei vorsichtigem Gewöhnen passt sich das Herz durch Zunahme der Muskulatur den Verhältnissen an und kann dann die grössere Blutmenge mit Sicherheit bewältigen. Gilt dies von allen Körperübungen, welche das Herz stärker in Anspruch nehmen, so kommt in grösseren Höhen noch der bereits erwähnte Factor der ungenügenden Sauerstoffzufuhr hinzu. Die Asphyxie wirkt nämlich in Folge der schlechteren Ernährung des Herzmuskels ebenfalls an sich erweiternd und pulsbeschleunigend.

Die Muskelanstrengung führt gleichzeitig zu vermehrter Wärmebildung, d. h. zur Steigerung der eigenen Wärme bis zu fieberhaften Temperaturen. Dies ruft eine vermehrte Wärmeabgabe durch Schwitzen hervor. Eine Wärmestauung als Hitzschlag ist in den Höhen wegen der niederen Temperatur und Luftbewegung nicht zu befürchten, wohl aber kann es einmal in Folge der Insolation, besonders auf Gletschern, zum Sonnenstich kommen. In der Anpassung an diese Verhältnisse zeigt sich der geborene Alpinist, wie Mosso uns in dem Corporal Jachini und dem Soldaten Sarteur zwei Muster vorführt, die in Bezug auf Anpassung von Athmung, Herz, Puls, minimaler Temperaturerhöhung wohl das Aeusserste darstellen, was bis jetzt ermittelt worden ist.

Bei allen Körperübungen hat der Geübte und Trainirte dem Ungeübten gegenüber einen grossen Vorsprung. Der Letztere gebraucht, um eine gleich grosse Arbeit zu leisten, eine viel stärkere Inanspruchnahme der Muskeln und des Energieumsatzes

in denselben. Er zeigt eine grössere Kohlensäure-Ausscheidung, stärkere Wärmesteigerung, seine Athemthätigkeit und sein Puls sind ungewöhnlich mehr beschleunigt, während der Geübte einen relativ geringeren Stoffumsatz gebraucht, um dasselbe Resultat zu erreichen, d. h. er wird von der Gesammtmenge relativ mehr in mechanische Arbeit umsetzen, während der Ungeübte relativ mehr als Wärme unnütz verausgabt.

Aber im Hochgebirge kommt schliesslich eine Grenze für Jeden, die sich aus der Abnahme des Luftdruckes und der Abnahme des Sauerstoffes und der daraus resultirenden unvermeidbaren Beeinflussung des Stoffwechsels und damit auch der Kraftleistung ergibt. Diese Grenze kann aber subjective Verschiebungen erfahren durch secundäre oder accessorische Reize, welche neben der Luftverdünnung einwirken.

Einige habe ich schon angedeutet. Nach Meyer-Ahrens und Tschudi tritt in den Anden die Bergkrankheit bei reiner Atmosphäre und grosser Kälte mehr und stärker auf als bei bedecktem Himmel. Ich vermuthe den Grund hierzu in Folgendem: Peru und Nordchile liegen auf der dem Winde abgewendeten, auf der sog. Leeseite, also im sog. Windschatten des Süd-Ost-Passats. In Folge dessen muss dort, trotz der Nähe des Meeres, auf der Westseite zeitweilig eine ganz excessive Trockenheit auch im Gebirge herrschen, wie sie sonst nur in den Wüsten vorkommt. Es würden also hier Kälte, Trockenheit, Insolation als von der Haut aus durch die Nerven wirkende Reize in Betracht kommen.

Dass diese atmosphärischen Factoren als Reize zur Wirkung kommen, ist bei Ballonfahrten bereits ganz objectiv festgestellt worden, zuletzt von Zuntz und v. Schrötter. Dass die Insolation auf Gletschern den Ausbruch der Bergkrankheit befördert, hat Conway im Himalaya festgestellt, während Zurbriggen umgekehrt auf aperem Fels mehr litt. Es dürfte aber hiebei wohl gar nicht in Betracht kommen, dass der Schnee aus der Luft relativ mehr Sauerstoff als Stickstoff absorbirt, da die Luft selbst procentisch unverändert zu bleiben scheint.

In unseren Alpen ist mehrmals vermerkt worden, dass die Bergkrankheit in nebligen Mulden auftritt, beim Ueberschreiten derselben mit grösserer Höhe wieder verschwindet. Mosso bemerkte das Auftreten der Krankheit während eines Gewitters. In diesem Falle würde als accessorischer Reiz durch Vermittlung der Nerven nur

die Elektricität in Betracht kommen. Nun hat, nachdem Elster und Geitel die Nebelbildung mit der Ionisation der Luft in Verbindung gebracht hatten, kürzlich Caspari darauf hingewiesen, dass diese Elektricitätszerstreuung vielleicht als auslösender Reiz in Betracht kommt.

Aus diesen Ermittlungen geht wohl das Eine ganz eindeutig hervor, dass das Bergsteigen im Hochgebirge einen ganz gewaltigen Einfluss auf unser Befinden ausübt, dass es Herz, Athmung, Ernährung sowohl nach der mechanischen als chemischen Seite beeinflusst, in grösserer Höhe so, dass individuell wohl schwankend, schliesslich aber Jeden betreffend, direct krankhafte Erscheinungen auftreten können. Halten wir uns unter diesen objectiv feststellbaren Grenzen und berücksichtigen wir die subjectiv wechselnden accessorischen Momente, so muss eine solche Beeinflussung unseres Kraft- und Stoffwechsels, wenn sie in vernünftiger Weise ausgenützt wird, von grösstem Vortheil werden.

Wir wollen jetzt einmal sehen, was denn überhaupt mechanisch geleistet werden kann, und ob wir durch unsere Ernährung im Stande sind, die Energie zu beschaffen, um diese Kraftleistungen zu bewältigen. Ich will bei dieser Betrachtung keine extremen Forderungen aufstellen, sondern den Fall annehmen, dass Jemand sich durch Gebirgstouren eine wirkliche Erholung und Kräftigung verschaffen will. Im Gebirge kommt selbstverständlich das subjective Moment ausserordentlich stark in Betracht. Wenn man vor einer steilen Wand von 20 m Höhe steht oder ein vereistes Kamin vor sich hat oder ein schmales Band traversiren muss, so ist es selbstverständlich ganz gleichgültig, ob man über eine Kraft verfügt, die 2000 m bewältigen könnte. Denn hier kommen ja ganz andere Dinge in Betracht, z. B. Technik im Klettern, nervöse Einflüsse, Eis- oder Schneeverhältnisse, die bald günstig, bald ungünstig sind. Oft bestimmt das Wetter, einfallender Nebel oder Schneegestöber darüber, ob ein Ziel erreicht wird oder nicht u. s. w.

Alle diese selbstverständlichen Dinge, die bei einer Bergwanderung vom grössten Einflusse sind, will ich hier gar nicht berühren. Ich will auch ganz davon absehen, dass der Stadtmensch im Allgemeinen viel zu viel isst, weil er in Folge der Trinkgewohnheiten sein Essen nicht intensiv genug auszunützen und in Energie überzuführen vermag. Auch darüber muss ich ganz weg-

sehen, dass die Ernährung in den verschiedenen Ländern ganz ausserordentlich verschieden ist, und dass, was für einen Deutschen im Durchschnitte gilt, nicht in gleicher Weise für einen Italiener, Engländer oder Amerikaner Geltung hat. Die besonderen Verhältnisse, die eine scharfe Körperübung anderer Art hat, z. B. ein Sechs-Tage-Rennen beim Radfahren oder eine Meisterschaft im Laufen oder Rudern, bieten viel des Interessanten und könnten zu Vergleichen herangezogen werden.

Doch will ich mich lieber mit solchen Verhältnissen begnügen, wie sie thatsächlich jedem Gesunden aus dem Mittelstande zugänglich sind. Wir wollen einen Mann annehmen von 1,70 m Grösse, mit einem Gewichte von 70 kg. Derselbe wird in der Ruhe 64, beim Gehen 72, beim vernünftigen Steigen etwa 100 Pulsschläge haben. Seine Athmung wird in der Ruhe 10—12, beim Gehen 15, beim Steigen 30 betragen. Er vermag in einer Stunde eine Höhe von 360 m senkrecht zu steigen und wird in der Ebene einen Kilometer in 12 Minuten gehen. Ist diesem Manne die Aufgabe gestellt, 2000 m zu steigen, so wird er diese Höhe in 5 Stunden 33 Minuten, also in rund $5^1/_2$ Stunden bewältigen. Ich will nun annehmen, die Steigung betrage den günstigen Winkel von 30°, so legt er gleichzeitig eine horizontale Strecke von 2666,6 m zurück; diese Strecke würde er in der Ebene in 32 Minuten oder in rund $^1/_2$ Stunde bewältigen. Ich habe für die Berechnungen einige Constanten der Literatur entnommen und einige neu berechnet. Es handelt sich in allen diesen Fällen um mittlere Werthe. Die zur Verfügung stehenden Daten reichten nicht immer aus, um exacte Mittelwerthe zu berechnen, so dass ich einige Constanten abschätzen musste. In jedem Falle habe ich solche Werthe angesetzt, welche von Extremen sich frei halten und jedem Gesunden erreichbare Leistungen ermöglichen.

Das linke Herz leistet bei einer Zusammenziehung eine Arbeit von 0,12 kgm, das rechte $^1/_3$ davon = 0,04 kgm, das ganze Herz 0,16 kgm, d. h. bei 72 Schlägen in der Minute 11,5 kgm, also in $^1/_2$ Stunde 345 kgm; bei 100 Schlägen in 1 Minute 16 kgm, also in $5^1/_2$ Stunden 5280 kgm. Eigentlich müsste auch eine grössere Menge Blut gefördert werden, aber dies konnte ich nicht genügend genau in Rechnung stellen und habe es ganz vernachlässigt. Bei der Athmung rechne ich bei 15 Athemzügen in der Minute 12 kgm, bei 30 Athemzügen 24 kgm; die Reibung in der Ebene pro Schritt

0,05 kgm, im Gebirge 0,1 kgm. Ein Mann obiger Grösse hat bei einer Fusslänge von 26 cm in der Ebene eine Schrittweite von 78 cm, bei 30° Steigung ist die Schrittweite 50 cm; demnach sind 2666,6 m = 3419 Schritte zu 78 oder 5333 Schritte zu 50 cm Länge. Wird 1 km in 12 Minuten in der Ebene zurückgelegt, so werden in 1 Minute 120 Schritte gemacht, die mittlere Secundengeschwindigkeit beträgt 1,7 m. Ich habe nun, weil ich genügend exacte Berechnungen nicht vorfand, die Leistungen in der Ebene nach vier Methoden berechnet.

A. Weisbach berechnet die Arbeit in der Ebene gleich $^1/_{12}$ der im Gebirge. Wir haben demnach:

1.	$^1/_{12} \times 70 \times 2666{,}6$	=	15 555 kgm
2.	Rucksack u. Kleidung (8 kg) $^1/_{12} \times 8 \times 2666{,}6$	=	1 777 „
3.	72 Pulsschläge in $^1/_2$ Stunde	=	345 „
4.	15 Athemzüge in $^1/_2$ Stunde	=	360 „
5.	Reibung 3419 Schritte $\times$ 0,05	=	171 „
	Summa	=	18 208 kgm

B. 1. α) 1 Schritt senkrechte Hebung = $0{,}04 \times 70$	=	2,8 kgm
β) 1 Schritt horizontal	=	3 „
γ) Schwingen des Beines	=	0,3 „
1 unbelasteter Schritt demnach	=	6,1 kgm
2. Rucksack $0{,}04 \times 8$	=	0,32 „
1. und 2. demnach 1 Schritt Gesammtarbeit	=	6,42 kgm

In 1 Minute $6{,}42 \times 120 = 770{,}4$ kgm Arbeit, demnach in $^1/_2$ Stunde . . . . 1. u. 2. = 23 112 kgm

wie A.	3. =	345 „
	4. =	360 „
	5. =	171 „
	Summa	23 988 kgm

C. 3419 Schritte à 6,42 kgm

$^1/_2$ Stunde. . . 1. u. 2. = 21 950 kgm

wie A.	3. =	345 „
	4. =	360 „
	5. =	171 „
	Summa	22 826 kgm

D. Schrittarbeit pro 1 Secunde = $6{,}42 \times 1{,}7 = 10{,}9$ kgm, demnach 1 Minute = 654 kgm

½ Stunde . . .	1. u. 2.	=	19 620 kgm
wie A.	3.	=	345 „
	4.	=	360 „
	5.	=	171 „
	Summa		20 496 kgm

A. 18 208 kgm
B. 23 988 „
C. 22 826 „
D. 20 496 „

Demnach 85 518 kgm : 4 = 21 379,5 kgm in ½ Stunde als Durchschnitt in der Ebene bei 8 kg Belastung.

Demnach haben wir Durchschnittsleistungen in Kilogrammmetern:

Zeit	Entfernung	Leistung
½ Stunde	2,5 km	21 379,5 kgm
1 „	5 „	42 759 „
5½ „	27,5 „	235 174,5 „
8 „	40 „	342 072 „
10 „	50 „	427 590 „

Vergleichen wir jetzt hiermit die Leistung im Gebirge, um bei derselben horizontalen Entfernung von 2666,6 m 2000 m hoch zu steigen.

1.	70 × 2000	=	140 000 kgm
2.	8 × 2000	=	16 000 „
3.	100 Pulse in 5½ Stunden	=	5 280 „
4.	30 Athmungen in 5½ Stunden	=	7 920 „
5.	Reibung 5333 Schritte × 0,1	=	533 „
6.	Horizontal 2666,6 m = 5333 Schritte zu 50 cm à 2,5 kgm	=	13 333 „
	Summa	=	183 066 kgm

Für die gleiche horizontale Strecke erfordert demnach das Gebirge unter den angenommenen Verhältnissen im Durchschnitt rund neun Mal mehr Kraftaufwand als die Ebene. Unter denselben Verhältnissen wird man in acht Stunden reinem Steigen 266 278 kgm, in 10 Stunden 332 847 kgm leisten; 3000 m Höhe würden unter diesen Bedingungen einen Kraftaufwand von 274 599 kgm in einer reinen Gehzeit von 8¼ Stunden erfordern.

Beim Verproviantiren der Hütten und der Almen sieht man die Träger häufig 50—75 kg stundenlang heraufschleppen. Die grösste

mir bekannte Leistung bestand darin, dass ein Träger, der annähernd obigen Durchschnittsforderungen entsprach, 110 kg in sechs Stunden 1500 m hoch trug. Wenn ich wieder obige Steigungsverhältnisse zu Grunde lege, um die rein mechanische Arbeit zu beurtheilen, so würde dazu eine Strecke von rund 2000 m horizontal erforderlich sein, und die reine Gehzeit $4^1/_6$ Stunden = 250 Minuten betragen. Demnach stellt sich die Leistung in folgender Weise:

1.	70 × 1500	=	105 000 kgm
2.	110 × 1500	=	165 000 „
3.	Puls in 250 Minuten	=	4 000 „
4.	Athmung	=	6 000 „
5.	Reibung (4000 Schritt zu 50 cm à 0,1) .	=	400 „
6.	Horizontal (4000 Schritt zu 50 cm à 2,5)	=	10 000 „
	Summa	=	290 400 kgm

So gewaltig diese Kraftleistung ist und so wenig ein Ungeübter sie bewältigen könnte, so verliert sie doch bei dieser Analyse das Geheimnissvolle, und man sieht, dass sie mit starken Leistungen anderer Art recht gut messend verglichen werden kann.

Vergleichen wir für das obige Gewicht von 8 kg den Kraftverbrauch in gleicher Zeit, z. B. in $5^1/_2$ Stunden, so sieht man, dass in gleicher Zeit die absolute mechanische Leistung in der Ebene eine bedeutend grössere ist.

Daraus wird nun sehr Vieles klar. Wenn man die Berechnungen ohne Berücksichtigung der inneren Arbeit von Puls, Athmung, von Reibung, d. h. ohne die Punkte 3, 4, 5 und 6 ausführt, wie ich das merkwürdiger Weise mehrmals gesehen habe, so bekommt man ein total falsches Bild von der wirklichen Inanspruchnahme des Körpers. *Die Nutzleistung ist in der Ebene in gleicher Zeit eine bedeutend grössere, weil für die physiologische Arbeit des Körpers selbst weniger Kraft erfordert wird*, die desshalb zur mechanischen Bewältigung einer Last verfügbar ist.

Beim Alpinismus kommt es uns aber nicht darauf an, Lasten zu tragen, sondern unseren Körper zu kräftigen und auszubilden, und dazu leistet das Gebirge ganz bedeutend mehr als die Ebene. *Herz, Lunge, Muskulatur erfordern selbst viel mehr Arbeit.* Wird diese Arbeit in planmässiger Steigerung ausgeübt, so werden diese Organe entsprechend auch mehr geübt und gekräftigt. Was also dem Mechaniker bei seiner Betrachtungsweise als Mangel erscheint, das wird physiologisch und hygienisch zu einem gewaltigen

Vortheil, und dies kann man nach meiner Berechnungsweise ganz unmittelbar zahlenmässig entnehmen.

Da wir beim Bergabstiege, rein mechanisch gedacht, eine negative Leistung haben, bei der sich die Athmung fast sofort beruhigt, der Puls nach einiger Zeit normal wird, so könnte man, wenn man An- und Abstieg in Betracht zieht und mit entsprechenden Verhältnissen der Ebene in Bezug auf Raum und Zeit vergleicht, wohl die gleiche Nutzlast herausrechnen. Aber in Wirklichkeit vergleicht man im Gebirge nicht in dieser Weise, sondern das Ziel ist die Höhe, und zum Ersteigen gebrauchen wir eben mehr Kraft, und nur dieser Umstand wird bei der Nutzlast in Betracht gezogen. Dieser Umstand aber kommt für die Ausbildung unseres Körpers in Betracht.

Es entsteht nun die Frage, ob wir im Stande sind, mit der Energie, die wir in unserer Nahrung aufnehmen, diese Kraftleistung zu vollbringen. Zu diesem Zwecke muss ich einige Bemerkungen über die Ernährung vorausschicken. Man trennt gewöhnlich die Nahrungsmittel in Bau- und Brennstoffe derart, dass man die stickstoffhaltigen Eiweisskörper, aus denen sich die Gewebe aufbauen, als Baustoffe bezeichnet, während man die Fette und Kohlehydrate, wie Stärke, Zucker, als Brennstoffe anspricht, weil sie nur Kohlenstoff und Wasserstoff als Elemente enthalten, die bei der Verbrennung mit Sauerstoff Kohlensäure und Wasser liefern. Diese Trennung entspricht dem Vergleiche des Körpers mit einer calorischen Maschine, welche Wärme direct in Arbeit umsetzt, sehr gut, aber dieser Vergleich hinkt stark oder ist vielmehr falsch.

Wir haben in unserem Körper keinen besonderen Verbrennungsraum; die Verbrennung des Kohlenstoffes der Nahrungsmittel erfolgt nicht in den Capillaren oder sonst im Blute, wie R. Mayer angenommen hatte, sondern sie erfolgt, wie Pflüger zuerst feststellte, in den Geweben selbst, aber erst nachdem die Bestandtheile der Nahrungsstoffe vorher organisirt und damit Theile der Maschine selbst geworden sind. Im Körper wird eben kein Kohlenstoff verbrannt, keine Kohle auf die Feuerung aufgeschüttet, sondern der Kohlenstoff tritt in kohlenstoffhaltigen Verbindungen in die Gewebe ein. Die Eiweissmolekel der Gewebe enthalten aber selbst ca. 50% Kohlenstoff. Die kohlenstoffhaltigen Gruppen der lebenden Eiweisskörper werden nun ersetzt durch Kohlenstoffgruppen von todtem Nahrungseiweiss, von Fetten und Kohlehydraten. Die Fette

und Kohlehydrate treten also mit bestimmten Atomgruppen in das lebende Eiweissmolekel ein, wie das Nahrungseiweiss selbst. Sie können Theile des Eiweissmolekels ersetzen und sind in diesem Sinne selbst Baustoffe, und man hat umgekehrt aus Eiweiss direct Zucker gewinnen können.

Es hat sich dabei herausgestellt, dass die Fette den Kohlehydraten in dieser eiweisssparenden Wirkung nicht ganz gleichwerthig sind, d. h. Fette und Kohlehydrate ersetzen sich im Körper nicht immer isodynam nach ihrem reinen Verbrennungswerthe. Dies kann man wohl kaum anders auffassen, als dass Fette und Kohlehydrate in Folge dieser synthetischen Beziehungen zum lebenden Eiweiss auch als Baustoffe in Betracht kommen, und dass sie in Folge ihrer Constitution in dieser Beziehung verschieden assimilationsfähig sind. Auch der Leim wirkt in ähnlicher Weise viel mehr eiweisssparend als Fett, d. h. mehr als seiner reinen Isodynamie entspricht. Neben der zum Aufbau geeigneten labilen Constitution, die zu Gunsten von Kohlehydraten und Leim spricht, könnte für diese geringere Eignung von Fett noch in Betracht kommen, dass die Ansatzbedingungen für dasselbe günstiger sind, dass es als Fett direct abgelagert werden kann und auch desshalb vielleicht weniger in den Stoffwechsel gezogen wird.

Dann zeigt sich weiter, wenn die lebenden Eiweissmolekel im Körper wieder zerstört und abgebaut werden, dass der nur aus Eiweiss beschaffbare stickstoffhaltige Kern des Eiweisses relativ stabil ist. Der Organismus arbeitet mit dem werthvollsten und nur aus Eiweiss beschaffbaren Theile des Eiweisses im Nothfalle sehr sparsam, während er mit den leichter und aus drei Gruppen von Nahrungsstoffen beschaffbaren Kohlenstoffgruppen in den Seitenketten weniger sorgfältig verfährt. Ein Theil der Kohlenstoffgruppen muss sehr loker gebunden sein und dürfte desshalb auch sehr leicht angelagert und wieder zersetzt werden. Der stickstoffhaltige Antheil des lebenden Eiweissmolekels ist gleichsam im Innern geschützt, während an der Peripherie die leicht ersetzbaren Kohlenstoffgruppen schneller und häufiger umgesetzt und ersetzt werden. Diese Schnelligkeit von Ersatz und Umsatz dürfte wohl zu der Täuschung führen, dass die Verbrennung von Kohlenstoff auch direct und ohne vorausgegangene Organisation erfolgen kann.

Wir müssen uns also zunächst von der Idee befreien, dass Fette und Kohlehydrate nur Brennstoffe sind. Sie sind auch Baustoffe. Wenn der Eiweissbestand des Körpers stark bedroht

ist, wie dies bei starken Muskelanstrengungen und ungenügender Eiweisszufuhr der Fall ist, so kann der Organismus seinen Stickstoff einige Zeit verhältnissmässig festhalten und die Ausgaben mehr auf Kosten der Kohlenstoffgruppen bestreiten. Robert Mayer hatte schon 1845 Derartiges angenommen, und Edward Smith Aehnliches durch Nachweis der Zunahme der Kohlensäureausscheidung ermittelt. Fick und Wislicenus haben dann bei einer Besteigung des Faulhorns durch Harnanalysen ermittelt, dass sie im Gegensatze zu der Auffassung von Liebig, nach der mehr Harnstoff ausgeschieden werden sollte, am Tage der Arbeit nicht mehr Harnstoff als Maassstab für den Stickstoffantheil ausschieden, wenn sie dem Körper Eiweiss vorenthielten, dafür aber reichlich Kohlehydrate und Fette zur Verfügung stellten. Dann ermittelten Voit und Bischhoff, dass keine stärkere Ausscheidung von Harnstoff erfolgte, während Voit und Pettenkofer die Kohlensäureausscheidungen vermehrt fanden. In unrichtiger Deutung dieser Versuche kam man dann im Gegensatze zu Liebig zu der Vorstellung, dass das Eiweiss bei Körperanstrennungen nicht angegriffen würde und nur Fette und Kohlehydrate verbrennen. Diese in ihrer Uebertreibung unrichtige Vorstellung hat zuerst Pflüger wieder beseitigt und auf ein richtigeres Maass zurückgeführt.

Zuerst ist nämlich zu beachten, dass das Eiweiss nicht bloss Baustoff ist, sondern auch Verbrennungsstoff, indem es bei seiner Zersetzung Wärme bildet, gerade so gut wie die Fette und Kohlehydrate. Wir sprechen desshalb von Wärmeeinheiten oder Calorien, welche ein Nahrungsstoff beim Verbrennen liefert und unterscheiden Rohcalorien, worunter wir die Wärme der künstlichen und vollständigen Verbrennung verstehen, und Reincalorien, worunter wir die Wärme aus den wirklich bei der Verdauung verwendeten Bestandtheilen begreifen. In dieser Weise ermittelt man, wieviel Calorien 1 g Eiweiss, Fett oder Kohlehydrat bei reiner Verbrennung und bei seiner Ausnützung im Körper entwickelt.

Das active Eiweiss im Körper, welches allein die wirkliche Arbeit leistet, wird aufgebaut 1. aus dem ganz verschiedenartigen todten Nahrungseiweiss, welches wir aus dem Thier- oder Pflanzenreich beziehen, und welches durch die Vermittlung der Verdauungsenzyme gründlich verändert und dann erst er zu dem specifischen Körpereiweiss umgewandelt wird, aber auch 2. aus Fetten und Kohlehydraten.

Mit chemisch reinem Eiweiss und Nährsalzen allein dürfte man wohl auch einen Fleischfresser nicht ernähren können. Mit mechanisch gereinigtem Fleische konnte es Pflüger allerdings, aber derartiges Fleisch enthält stets noch Fett und Glykogen. Dieses Fleisch muss aber verdaut und durch die Verdauungsenzyme weiter desorganisirt werden, so dass diese Verdauungsproducte des todten Eiweisses zur Synthese von lebendem, activem Eiweiss noch des Eintrittes anderer Atomgruppen bedürfen, die wohl ausreichend nur aus Fett und Kohlehydraten bezogen werden dürften.

Durch den Aufbau des labilen activen Eiweisses aus den relativ stabilen und schwer verbrennlichen Nahrungsstoffen bildet der Körper selbst chemische Spannkräfte. Er empfängt durch die Nahrung die Spannkräfte nicht oder nicht in genügender Form, auch nicht aus dem Nahrungseiweiss, und muss die letzte und wichtigste Arbeit zur Gewinnung von Spannkräften selbst leisten, indem er aus den Atomgruppen des stabilen, todten Nährmateriales durch seine specifische Zellenthätigkeit erst äusserst labile, man kann sagen explosive, lebende Eiweissmolekel aufbaut.

Dieser letztere „metabolische" Process ist eine Synthese, und diese Synthese des activen Eiweisses findet ihr vorläufiges Ende mit einer bestimmten Hemmung, welche das sofortige Zerfallen der labil aufgebauten Körper verhindert.

In diesem labilen Aufbau der activen Eiweissmolekel des Gewebesprotoplasma liegt nun der wahre innere Grund, d. h. die Ursache oder causa sufficiens für die ganze Arbeit des thierischen Organismus. Es muss zunächst zum Abbau dem Eiweissmolekel wieder so viel Energie zugeführt werden, um die Atomhemmung des Aufbaues zu beseitigen, welche das spontane Auseinanderfallen der Eiweissmolekel verhindert. Diese normalen Auslösungen der potentiellen chemischen Energie der lebenden Eiweissmolekel durch die Lebensreize sind also keine blosse Qualität, keine einfache Katalyse, sondern sie haben eine quantitative Seite, auf welche ich zuerst 1893 aufmerksam gemacht habe. Bei der Reizung der Nerven war allerdings schon längere Zeit die Bedeutung der Reizintensität bekannt und der Schwellwerth der Reize auch physikalisch gemessen worden. Beide Betrachtungen ergänzen sich also. Es genügt aber wegen der Labilität oder Explosivität des lebenden Eiweissmolekels eine verhältnissmässig geringe Energiezufuhr, um als auslösender Reiz die labilen Gruppen

in Bewegung und Zerfall zu bringen, so dass man eben die Quantitätsfrage dieser Reize übersehen hat.

Ich gebrauche den Ausdruck „explosiv“ in einem allgemeinen Sinne, weil das labile Eiweissmolekel nicht nur Energie im potentiellen Sinne als chemische Spannkraft enthält, die durch Energiezufuhr, d. h. durch auslösende Reize, zur Explosion gebracht wird, sondern weil es auch kinetische Energie enthält, z. B. in dem Nebeneinandervorkommen von vorläufig anderweitig lose gebundenen Amido- oder Cyan- und Aldehydgruppen. Diese können sich aus ihrer primären Verbindung lösen und spontan auf einander einwirken. In diesem Falle ist eine reine Katalyse als blosse Beschleunigung möglich. Wie weit das ganze lebende Protoplasma als Enzym aufgefasst werden darf, wie weit die Enzyme im engeren Sinne unter die Gruppe der auslösenden Reize oder der Katalysatoren fallen, ist noch zu untersuchen. Es ist entschieden verfrüht, dem jetzt beliebten Schlagworte zu Liebe, jede Enzymwirkung ohne Weiteres als Katalyse zu bezeichnen, da dieselben mit positiven Wärmetönungen verlaufen, ihre Wirkungen quantitativ begrenzt sind und vielfach von den spontanen Zersetzungen qualitativ abweichen.

Die Zerfallsproducte, welche sich nun bilden, wenn der Zerfall oder Abbau oder die Explosion des activen Eiweissmolekels eingeleitet ist, sind nicht präformirt, sondern werden erst bei dem Zerfalle gebildet, und die Atome haben besonders bei den Endproducten, Wasser und Kohlensäure, viel grössere Affinitäten zu einander als in der labilen Lagerung im activen Eiweissmolekel. Der Abbau ist keine blosse Umkehrung des Aufbaues. Es müssen demnach bei dem Abbau neue festere Umlagerungssynthesen entstehen, bei denen eine sehr grosse Energiemenge sich bilden und frei werden muss. Jedes Mal, wenn stärkere Affinitäten gebunden als getrennt werden, muss eben kinetische Energie frei werden.

Im Organismus liegt demnach der Grund für die Energiegewinnung beim Abbau der Eiweismolekel in dem specifischen und äusserst labilen Aufbau derselben. Dieser ermöglicht es, dass die an sich schwer verbrennlichen, bei Körpertemperatur geradezu unverbrennlichen Nahrungsstoffe, das todte Eiweiss, die Fette und Kohlehydrate, zu labilen Körpern aufgebaut werden, die schon bei der niedrigen Körpertemperatur von 37° durch auslösende Reize und katalysatorisch wirkende Enzyme zerfallen und dann auch durch Verbindung mit

Sauerstoff verbrennen. Diese Anpassung hat sich ausgebildet, weil bei Wärmesteigerung die Assimilationsphase gestört oder durch Beseitigung der Hemmung sogar aufgehoben werden könnte.

Diese Ermittlungen und Auffassungen, welche eine Weiterbildung der grundlegenden und bahnbrechenden Arbeiten von Pflüger sind, geben uns nun Aufschluss über sehr viele wichtige Fragen. Wenn man eine Körperübung leisten muss, so empfindet Jeder, dass die durch die Verdauung herbeigeführte Blutvertheilung zu Ungunsten der Muskulatur der Muskelarbeit hinderlich ist. Wenn wir wie eine calorische Maschine erst die gebildete Wärme in Arbeit umsetzen könnten, so würden wir immer in dem Maasse essen müssen, wie wir arbeiten. Aber Jeder weiss, dass zu grossen Kraftleistungen eine Ueberladung der Verdauungsorgane das Allerungeeigneteste ist. Der Körper kann sich nun in grösseren Intervallen wie ein Accumulator mit der nöthigen Energie an lebendigem Eiweiss laden und mit Hülfe dieser Vorräthe arbeiten, wenn nur im Durchschnitte von Tagen oder Wochen die Nahrungszufuhr entsprechend geregelt wird. In der Volksauffassung, dass der Sonntagsbraten für die Woche vorhält, steckt eine richtige Beobachtung und Deutung der Thatsachen.

Gerade im Hochgebirge ist die Ernährung in grösseren Höhen ausserordentlich schwierig. Schwer verdauliche Nahrung, an die wir in der Ebene gewöhnt sind, bekommt uns meist gar nicht. Wir sind aus derartigen Gründen oft gezwungen, viele Stunden lang, manchmal Tage lang, mehr Reizmittel als wirkliche Nahrungsmittel zuzuführen, und können dies, weil eben unsere Maschine nicht unmittelbar auf das Brennmaterial angewiesen ist, weil sie die Verbrennungswärme der Brennstoffe nicht direct in kinetische Energie überführt. Wenn in relativ kurzer Zeit eine schwere Arbeit geleistet werden muss, die an Muskeln und Nerven grosse Anforderungen stellt, wie es auch bei Hochtouren der Fall ist, so bedarf der Mensch einer Nahrung, die reicher ist an potentieller Energie, also mehr Calorien enthält, aber auch reicher an Eiweissstoffen. Dieser Ueberschuss an Eiweiss, den sich instinctiv jeder stärker Arbeitende zu beschaffen sucht und den man erfahrungsgemäss im Training für alle Körperübungen gebraucht, ist zunächst nöthig, weil bei Muskelthätigkeit partieller Mangel an Sauerstoff im Blute eintreten kann; durch eine solche Dyspnoë in Folge stärkerer Arbeit

wird nach Zuntz und Oppenheim der Zerfall der Eiweissstoffe des Körpers gesteigert.

Man beobachtet bei schweren körperlichen Anstrengungen thatsächlich sogar eine Ausscheidung von Eiweiss, gleichzeitig oft mit Harncylindern, welche auf eine Reizung der Nieren hindeuten. Derartige Erscheinungen können noch Tage lang anhalten, und auch die gepriesenste „harnsäurefreie" vegetarische Diät leistet darin nichts Anderes als sogenannte Fleischkost oder gemischte Kost. Nun wird aber bei Muskelarbeit Milchsäure gebildet, die als Ermüdungsstoff wirkt und die Arbeitsleistung des Muskels herabsetzt. Die Milchsäure wird theilweise zu Kohlensäure oxydirt, und diese wird ausgeathmet, theilweise kann sie aber auch durch Ammoniak neutralisirt werden, und dieses wird eben aus den Eiweissstoffen abgespalten. Zum normalen Functioniren der Muskeln muss weiter eine gewisse Alcalinität des Blutes vorhanden sein. Diese wird aber aus den oben dargelegten Gründen bei einer an Eiweissstoffen armen Nahrung mehr herabgesetzt als bei einer an Eiweiss reichen.

Damit dürften zwei paradoxe Erscheinungen etwas verständlich werden. Die Intensität der Eiweisszersetzung steigt, wenn Stickstoffgleichgewicht vorhanden war, mit Steigerung der Eiweisszufuhr. Das ist aber kein Luxus, wie man zunächst annahm, sondern sichert uns eine bessere Ernährung und ein chemisch besseres und längeres Arbeiten der Muskeln. Es wird aber dabei nicht, wie Voit zunächst wohl nach der Schnelligkeit der Harnstoffvermehrung schloss, Nahrungseiweiss, ohne in den Organbestand des Körpers aufgenommen zu sein in der Circulation „katabolisch" direct zerlegt und verbrannt. Sondern dieses Circulationseiweiss von Voit ist actives Eiweiss, es muss desshalb dem „Metabolismus" des allein aufbauenden Zellenprotoplasma unterworfen gewesen sein. Die neuen bakteriologischen Forschungen haben ganz einwandsfrei festgestellt, dass das Eiweiss in der Circulation actives specifisches organisches Körpereiweiss und kein todtes Nahrungseiweiss ist. Damit muss die Auffassung von Voit über das Circulationseiweiss aufgegeben werden, und damit ist Voit's Auffassung von der blossen katabolischen Zerlegung von Eiweiss in der Circulation ebenso unhaltbar geworden wie die ältere Auffassung von Liebig von der blossen katabolischen Verbrennung der „Respirationsmittel", d. h. von Fetten und Kohlehydraten. Auch in dieser Beziehung verhalten sich stickstoffhaltige und stickstofffreie Nahrungsstoffe gleich; sie sind eben beide Bau- und Brennstoffe.

Damit gewinnen wir aber auch die Möglichkeit, die zweite, damit scheinbar unvereinbare Thatsache aus der gleichen Ursache zu begreifen. Der arbeitende Muskel zersetzt nicht nur mehr Material, sondern er zieht dabei auch Eiweiss an und hält einen Theil davon zum Zwecke seines Wachsthums zurück. Muskelarbeit führt zu verstärkter Eiweisszersetzung, aber auch zum Eiweissansatz, zur wahren Muskelhypertrophie, und zwar dies selbst dann, wenn die Eiweisszufuhr nicht gesteigert, sondern nur durch Mehrzufuhr von Fetten und Kohlehydraten die Calorienmenge vermehrt wird.

Ich selbst habe nun in dieser Beziehung bei einem Rudertraining ermittelt, dass wenn bei stärkerer Eiweisszufuhr unser Nahrungseiweiss auch stärker zur Energiebildung verwendet wird, das lebende Eiweissmolekel bis in sein innerstes Gefüge angegriffen wird; denn Harnstoff trat bis 25, Harnsäure bis 120 und Phosphorsäure bis 80%, also in ganz verschiedenen Procenten vermehrt im Harn auf. Die Vermehrung der Stickstoffausscheidung bei Körperübungen hat erst Pflüger wieder richtig erkannt. Sie wurde wohl nur desshalb übersehen, weil man falsche Vorstellungen über Brenn- und Baustoffe hatte, weil man nicht lange genug beobachtete und die Stickstoffausscheidung durch den Schweiss ganz vernachlässigte. Auf letzteren Umstand hat zuerst Argutinsky gerade beim Bergsteigen hingewiesen.

Wir müssen demnach unseren Körper in einer guten Eiweissverfassung halten, die wir auch als Zustand des Trainirtseins bezeichnen, d. h. hohes specifisches Gewicht, wasserarm, mässig fett, viel circulirendes actives Eiweiss, relative oder absolute Vermehrung der rothen Blutkörperchen.

Diese relative Wasserarmuth durch Training und Höhenaufenthalt muss auf die osmotischen Vorgänge von Einfluss sein. Die Nährsalze sind einmal als specifische Bestandtheile des lebenden Eiweisses von grosser Bedeutung, dann aber muss bei stärkerer Concentration der Säfte die Osmose geändert werden, und damit müssen die Bedingungen für die Zellthätigkeit wesentlich günstiger werden. Hierin dürfte wohl der wichtigste Grund liegen, wesshalb ein trainirtes, geübtes, relativ wasserarmes, d. h. salzreiches Muskelgewebe mechanisch vortheilhafter arbeitet, relativ mehr mechanische Arbeit und weniger Wärme bildet, worauf ich noch zurückkomme.

Da wir aber wenigstens einen Theil des Verbrauches schon während einer längeren Arbeit ersetzen müssen, so frägt es sich,

welche Stoffe dazu am meisten geeignet sind. Im Hochgebirge sind Fleisch und Fett für die Meisten bei Höhen über 3—4000 m wenig geeignet; Caseïnprodukte werden oft besser vertragen.

Der Vorschlag, Speck mitzunehmen, ist theoretisch sehr gut und für Leute mit tadellosem Magen auch am Platze, die meisten Bergsteiger vertragen ihn aber in grösseren Höhen nicht mehr, während er als „eiserner" Bestand für Truppen unvergleichlich ist. Bei schlechtem Einspeicheln ist er aber in mässigen Höhen ausgezeichnet, weil er auch so rutscht und das mitgekaute Brod mit herunter befördert.

Hier haben die Kohlehydrate wegen des oben dargelegten Grundes einen entschiedenen Vortheil vor den anderen Stoffen, weil man sie noch zu sich nehmen kann, wenn der Magen bereits alle anderen Speisen verschmäht. Der Zucker wurde zunächst für Militär und Sport so stark betont, als die Zuckerpolitik die Preise im Inlande stark in die Höhe getrieben hatte und man desshalb nach kaufkräftigen Abnehmern suchte. Dann kam auch seine Aufnahme beim Alpinismus. Steinitzer ging dabei so weit, dass er in 24 Stunden bis zu 1750 g nahm; da nach ihm 250 g in 1 Liter Wasser aufgelöst werden sollen, so würde zum Genusse von 1000 g Zucker 4 Liter Wasser, für 1750 g Zucker sogar 7 Liter nötig sein. Deutlicher konnte die Unbrauchbarkeit des übertriebenen Zuckergenusses wohl nicht illustrirt werden.

Die natürliche Anpassung des Organismus im Gebirge läuft schon im Sinne eines Trainings darauf hinaus, das Blut relativ wasserarm zu machen. Das Training zu Höchstleistungen im Gebirge zwingt an sich, in derselben Richtung thätig zu sein, den Körper wasserarm zu machen; der Zuckergenuss zwingt aber in grösseren Mengen zu einem Uebermaass von Wasser, arbeitet also Allem entgegen, was wir anstreben müssen. Die Gefahren des häufigen und grossen Flüssigkeitsgebrauches sehen wir an den Herzerweiterungen des Münchener Biertrinkers und des russischen Theetrinkers. Bei schweren Körperübungen arbeitet aber der Herzmuskel schon unter erschwerenden Bedingungen.

Thatsächlich wird aber auch der Zucker in so grossen Mengen von den Meisten schlecht vertragen. Nur in mässigen Mengen wird der Zucker glatt verbrannt. In grösseren Mengen wird er, individuell allerdings schwankend, unverändert durch die Nieren ausgeschieden (alimentäre Glykosurie). Er kreist also unverändert im Blute und

wirkt als Reiz, indem er den Blutdruck steigert, die Zahl der Pulse vermehrt, und auf das Herz ähnlich schädigend einwirkt wie Alkohol, Thee, Kalisalze. Es ist desshalb viel richtiger, *nur sehr wenig Zucker als solchen zu nehmen*, 50 bis höchstens 100 g, die Stücke nur in Wasser einzutauchen und auf der Zunge zergehen zu lassen und mit einem Schluck Wasser nachzuspülen. Noch besser ist es, die Zuckerbildung in natürlicher Weise vor sich gehen zu lassen, indem man *leicht assimilirbare stärke- oder dextrinhaltige Producte*, wie Bisquit, Cakes, Chocolade, nimmt. Auch Obst, Aepfel, Backpflaumen sind vorzüglich. Vermuthlich werden sich auch combinirte Conserven aus Stärke und Caseïn oder Fleischmehl oder Tropon oder aus Nüssen eignen. Für Ausnahmefälle hat eine solche Conservenernährung Vortheile und eine gewisse Berechtigung.

Der Alkohol kommt selbstverständlich nicht als Nahrungsmittel in Betracht, sondern nur als Reizmittel. Durch seine Wirkung auf das Nervensystem, besonders bei der Muskelarbeit, wird der Energieverbrauch so vermehrt, *dass der Alkohol im Hochgebirge im Allgemeinen entschieden verworfen werden muss.* Am zuträglichsten ist als *Getränk* ein ganz dünner Theeaufguss ohne Zucker, weil Thee auch in der Kälte noch halbwegs schmeckt und Genuss von Schneewasser direct widerraten werden muss. Es darf aber kein wirklicher Thee sein, wie wir ihn zum Frühstück trinken, weil dann die schädliche Wirkung auf das Herz in Betracht käme.

Es ist ganz unvermeidlich, dass während einer grossen Körperanstrengung der Eiweissbedarf momentan oft oder zum Theil vom Körper allein gedeckt werden muss. Dies schadet aber aus den früher dargelegten Gründen nicht, wenn nur im Tagesdurchschnitt wieder voller Ersatz eintritt. Wollen wir mit dem Essen die Energie aufnehmen, um die oben dargelegten Kraftleistungen zu entfalten, so müssen wir nur dafür Sorge tragen, dass im Durchschnitte Tag für Tag die nöthige Menge aller Bestandtheile aufgenommen wird. Vor nichts warne ich mehr als vor dem Aufgeben einer gewöhnten und im Allgemeinen zusagenden Diät. Alle solche brüsken Aenderungen schaden in der Praxis mehr, als ihrem theoretisch ausgeklügelten Nutzen entsprechen sollte.

Wir brauchen uns nicht ängstlich darum zu kümmern, ob am Tage einer besonderen Leistung die Arbeit dieses Tages auch durch die Ernährung dieses Tages gedeckt werde. Der richtig ernährte

Körper kann eben zusetzen und kann seine Kraftleistung wie seine Energiezufuhr in angemessener Weise vertheilen.

Wir verstehen nach obigen Darlegungen, wesshalb unser Körper nicht wie eine calorische Maschine arbeitet, welche Wärme in Kraft umsetzt. Bei der Zerlegung der labilen Eiweisskörper entsteht einerseits aus diesen chemischen Spannkräften die sich nach aussen kundgebende Contraction des Muskels, es entsteht aber daneben Wärme, die als Ausdruck der inneren Arbeit gilt. Der ad maximum gereizte Muskel entwickelt im Versuch um so mehr Wärme, je stärker er belastet wird; die frei werdende Wärme nimmt mit der Belastung, d. h. mit der Arbeit zu. Bei der Muskelarbeit wird mechanische Arbeit geleistet und Wärme gebildet. Es wird aber nicht aus der Nahrung erst Wärme gebildet und dann diese in Arbeit verwandelt, wie bei einer Dampfmaschine, oder gebildet, um in Arbeit umgesetzt zu werden, sondern die chemischen Processe, welche zur Muskelcontraction führen, bilden nebenbei Wärme, deren der Körper zur Erhaltung seiner Eigenwärme bedarf. Je geübter der Körper ist, je richtiger die Muskulatur mechanisch arbeitet, um so weniger Wärme wird nebenbei gebildet, d. h. der Körper lernt durch das Training mit seinem Stoffwechsel haushälterisch umgehen und gefährdet ihn nicht durch zu starke Steigerung seiner Eigenwärme, durch Ueberhitzen der Maschine. Unser Körper wird aber auch nicht wie eine Maschine nur durch Arbeit abgenützt, sondern auch in der Ruhe, weil während dieser die innere Arbeit nicht ruht und die Eigenwärme erhalten werden muss.

Ich will jetzt noch in aller Kürze zeigen, welche Kraftleistungen durch unsere Ernährung ermöglicht werden.

Es hat sich, wie ich zuvor bemerken will, herausgestellt, dass bei fleischloser Kost das Verhältniss der Ausnützung der Energie etwas anders ist als bei gemischter Kost, und zwar liefert 1 g

	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	
bei fleischloser Kost	3	8,5	3,8	Reincalorien,
bei gemischter „	3,4	8,3	3,8	„

Auf etwas abweichende Resultate, die Rubner und Atwater erhalten haben, brauche ich hier nicht einzugehen, weil es für meine Betrachtung irrelevant ist.

Als Beispiel der verschiedenen Ernährung für einen Mann von 70 kg ergibt sich an ausgenützter Energie oder in Reincalorien bei gewöhnlicher Arbeit:

	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate
Oberbayer bei gemischter Kost	118 g	56 g	500 g
	118 × 3,4	56 × 8,3	500 × 3,8
	401,2 Cal.	464,8 Cal.	1900 Cal.
	Summa 2766 Reincalorien.		
Japaner bei vegetarianischer Kost	126 g	16 g	633 g
	126 × 3	16 × 8,5	633 × 3,8
	378 Cal.	136 Cal.	2405,4 Cal.
	Summa 2919,4 Reincalorien.		

Wenn wir nach Rubner 100 g Fett äquivalent setzen 221 g Stärke, weil sie ebendieselbe Anzahl von Wärmeeinheiten oder Calorien liefern, so ist das Verhältniss von Eiweiss zu den stickstofffreien Bestandtheilen beim Oberbayern von 70 kg 118 g Eiweiss: 624 g Stärke = 1 : 5,3. Ein 50 kg schwerer Japaner hatte das Verhältniss von 90 : 478 = 1 : 5,3. In der Volksernährung ist, wie man sieht, das Verhältniss der wirklich ausgenutzten und für Arbeit verwerthbaren Stoffe ein auffallend gleiches und schwankt etwa wie 1 Eiweiss: 4—6 Stärke.

Wenn wir nun mehr arbeiten müssen, so suchen wir das Mehr an Nahrungsmaterial nach unserem subjectiven Empfinden, nach Erziehung, Gewohnheit und socialen Verhältnissen aus. Bei den Städtern besteht im Allgemeinen die Tendenz, die Kohlehydrate nicht zu erhöhen, die Fette nur mässig zu steigern, das Eiweiss aber stärker zu erhöhen.

Auf diese Weise haben wir z. B. nach Voit für einen stark arbeitenden Mann in Oberbayern von 70 kg Gewicht, der recht gut als Typus eines Bergsteigers gelten kann, einen Bedarf von 145 g Eiweiss, 67 g Fett, 500 g Kohlehydraten.

In der Schmalzkost, die in Oberbayern, aber vielfach auch sonst in den Alpen verbreitet ist, kann man als Durchschnitt eines 70 kg schweren Mannes annehmen: 100 g Eiweiss, 100 g Fette, 600 g Kohlehydrate. Der Städter wird sich an diese voluminöse Kost kaum gewöhnen können. Das Verhältniss von Eiweiss zu Stärke, welches oben mit 1 : 5,3 bestimmt war, stellt sich für den stark arbeitenden Oberbayern wie 145 : 648 = 1 : 4,5, ist also noch recht gut. Bei Schmalzkost fand Ranke für einen 75 kg schweren Mann das Verhältniss 143 : 1027 = 1 : 7.

Da Fette und Kohlehydrate Eiweiss sparen, kann man bei Erhöhung der Gesammtcolorien ebenfalls ohne Erhöhung von Eiweiss auskommen. Aber der Körper arbeitet dann meist unökonomisch wie eine zu schwache, dafür aber überhitzte Maschine, wie ich in meinem Handbuch der Hygiene näher ausgeführt habe. Die Schmalzkost ist demnach nur bei Gewöhnung von Jugend auf richtig auszunützen und unterschreitet bereits das günstige Verhältniss von Eiweiss zu den anderen Bestandtheilen.

Für diese Betrachtung ist es übrigens für mich gleichgültig, ob das Eiweiss aus dem Thier- oder Pflanzenreiche bezogen wird. Man kann auch aus dem Pflanzenreiche Eiweiss und Fett in genügender Weise beziehen. Wir haben jetzt schon einige Vegetarier, welche sich über die Dummheiten der Vegetarianer viel mehr aufhalten, als es je wissenschaftlich arbeitende Physiologen und Hygieniker gegenüber den Uebertreibungen der Fanatiker der Pflanzenernährung oder fleischlosen Diät gethan haben. Diese vegetarische und lacto-vegetarische Kost neueren Datums übertrifft aber an Unnatürlichkeit die gemischte Kost bei Weitem und entfernt sich von einer „naturgemässen" Kost noch mehr und nimmt gar keine Rücksicht auf den Bau des menschlichen Körpers, den die Vegetarianer älterer Richtung immer mit ebensoviel Wortschwall wie Unkenntniss betonten.

In den angezogenen Beispielen bestreitet der stark arbeitende Bayer 16,7 % aller Calorien durch Eiweiss, der Mann bei mässiger Arbeit 14,2 %, der Japaner 12,9 %, der Mann bei Schmalzkost nur 9,8 %. Es entwickelt nun der Oberbayer von 70 kg bei schwerer Arbeit aus:

Eiweiss	Fett	Kohlehydraten
145 × 3,4	67 × 8,3	500 × 3,8
493 Cal.	556 Cal.	1900 Cal.

Summe: 2949 Reincalorien.

Bei Schmalzkost:

100 × 3	100 × 8,5	600 × 3,8
300 Cal.	850 Cal.	2280 Cal.

Summe: 3430 Reincalorien.

Die Wärmeeinheiten dienen hierbei als Maassstab für die Gesammtenergie.

Wie ich bereits erörtert habe, wird unsere Maschine durch die Ruhe nicht ganz geschont, sondern der ruhende Körper arbeitet auch und verbraucht Energie, die wir nach einem Versuche von mir mit

1500 Cal. annehmen wollen. Für die Energieentwicklung, d. h. für die mechanische Arbeit und Wärme des arbeitenden Körpers, würden wir demnach zur Verfügung haben:

Im 1. Falle	2949 — 1500 = 1449	Calorien
„ 2. „	3430 — 1500 = 1930	„

Nun ist die Wärmeabgabe bei der Arbeit erhöht und beträgt rund:

Strahlung und Leitung	1260 Cal.
Verdunstung durch die Haut	880 „
„ „ „ Lunge	225 „
Erwärmung der Athmungsluft	85 „
Urin und Koth	50 „
	2500 Cal.

Davon geht ab die Wärmeabgabe bei Ruhe mit 1500 Cal.; es erfolgt also bei Arbeit eine Mehrabgabe an Wärme durch die Arbeit von 2500 — 1500, demnach ist Ia . . . . = 1000 Cal.

In zwei anderen Fällen habe ich diese vermehrte Wärmeabgabe durch die Arbeit berechnet
mit Ib . . . . = 865 Cal.
und Ic . . . . = 565 Cal.

Die Wärmeabgabe durch Strahlung, Leitung und Verdunstung wechselt besonders nach Aussenverhältnissen und Training. Dieselbe Energie, welche 1 Liter Wasser um 1° C. erhöht, d. h. eine Wärmeeinheit oder Calorie liefert, vermag 1 kg 425 m hoch zu heben. Dieses mechanische Wärmeäquivalent gestattet uns also, die mechanische Arbeit mit den Calorien, welche die Nahrung liefert, genau zu vergleichen. Aber wir müssen festhalten, dass es sich nur um einen Maassstab, nicht um die Sache selbst handelt.

Es steht uns demnach für mechanische Arbeit allein zur Verfügung:

Ia)	1449 — 1000 =	449 Cal. =	190 825 kgm
b)	1449 — 865 =	584 „ =	248 205 „
c)	1449 — 565 =	884 „ =	375 700 „
II)	1930 — 1000 =	930 „ =	395 250 „

Die Energie, welche bei der Muskelthätigkeit als äussere mechanische Arbeit und Wärme (als Maass für die innere Arbeit) zur Verfügung steht, vertheilt sich in folgender Weise:

	von der Gesammtenergie der Nahrung	Davon als: mechanische Leistung	Wärme
Ia) 1000 + 449 Cal. = 1449 Cal.	= 49 %	15 %	34 %
b) 865 + 584 „ = 1449 „	= 49 %	20 %	29 %
c) 565 + 884 „ = 1449 „	= 49 %	30 %	19 %
II) 1000 + 930 „ = 1930 „	= 56 %	27 %	29 %

Im Falle Ia haben wir bei anderer Berechnung ebenfalls 2949 — 2500 = 449 Cal. für mechanische Arbeit oder 449 + 1000 + 1500 = 449 + 2500 = 2949 Cal. als Ausdruck der Gesammtenergie, d. h. von Wärme und äusserer Arbeit. Die Einnahme durch Nahrung mit 2949 Cal. wird bilanzirt durch die Ausgaben, und zwar

Wärme und innere Arbeit, wie oben .	2500 Cal.
Mechanische Arbeit	449 „
Summa, wie oben	2949 Cal.

Diese anders durchgeführte Berechnung stimmt gut mit den neuen, sorgfältigen Erhebungen der amerikanischen Schule von Atwater überein. Was für die Energiebilanz des ganzen Körpers gilt, ist übrigens auch für den einzelnen Muskel ermittelt, besonders durch die Arbeiten von Fick und Heidenhain. Die Summe von Arbeit und Wärme im Muskel ist stets dem Umsatze einer entsprechenden Menge chemischer Spannkraft in demselben äquivalent.

Im Falle II liegt der typische Fall des geübten Bergbewohners vor, der sich nicht besonders trainirt, der aber mit seiner gewohnten eiweissarmen Nahrung auch ein besonderes oder schärferes Training gar nicht durchmachen kann, einer Steigerung seiner Leistungen im Sinne eines Trainings nicht zugänglich ist, wenn er seine wenig rationelle, ihm aber durch Gewohnheit zusagende Kost nicht aufgibt. Er vermag bei seiner Ernährung aber 27 % der Energie, die aus der Nahrung in 24 Stunden gewonnen wird, in mechanische Arbeit umzusetzen. Ein geradezu glänzendes Resultat, wenn man es mit unseren Dampfmaschinen vergleicht, und geradezu auffallend, wenn man die Ernährung ohne diese genaue Berechnung mit dem ungeübten Blicke des Städters betrachtet. Aber er producirt dabei ausserdem viel Wärme, und zwar mehr, als man bei gleicher mechanischer Leistung im Zustande des Trainirtseins bei höherem Eiweissgehalt der Nahrung bildet. Seine Maschine ist etwas überheizt.

Der nur in den gewöhnlichen Arbeiten geübte Städter — Fall Ia — vermag unter gleichen Verhältnissen zunächst nur 15 %

seiner durch die Nahrung gelieferten Energie in mechanische Arbeit überzuführen, während er entsprechend eine sehr starke Wärmeproduction aufweist; er arbeitet also noch unökonomisch. Dies genügt, wie ein Vergleich mit den früheren Erhebungen darlegt, um etwa einen Anstieg von sechs Stunden zu machen, wenn man die ganze Energie von 24 Stunden in einem Anstiege verausgaben will.

Man sieht daraus sofort, wie unsinnig es ist, wenn Jemand, der aus dem Contor oder aus dem Laboratorium wegeilt, um seine Ferien im Gebirge zuzubringen, gleich am ersten Tage eine stramme Hochtour machen will. Der Zustand des Uebertrainirtseins und der Uebermüdung wird die nothwendige Folge eines solchen unsinnigen Verhaltens sein.

Bei unserer gewöhnlichen städtischen Ernährungsweise und ohne vorausgegangene Körperübungen würden wir erst durch ein besonderes Training — Fall Ib —, also erst nach einigen Tagen im Stande sein, etwa 20% der potentiellen Energie in Arbeit umzusetzen und damit eine etwa siebenstündige Tour ohne wirklichen Schaden oder mit wirklichem Nutzen für den Körper auszuführen, wenn wir alle in 24 Stunden gewinnbare Energie in einer Tour verbrauchen wollen. Wir müssen uns aber in ein noch schärferes Training begeben, wenn wir bis zu 30% der Energie ausnützen wollen (Fall Ic), können dann aber eine 10—12stündige Tour sogar mit der Energie ausführen, die wir in einem Tage wieder einnehmen können.

In der Praxis stellen sich die Dinge aber etwas anders. Man sollte sich nie ganz ausgeben. Die meisten „subjectiven" Unfälle in den Hochalpen kommen dadurch zu Stande, dass man sich zu viel vornimmt. Treten dann plötzlich erschwerende Umstände, wie Nebel, Schneefälle, Sturm, ein, so reicht die Kraft nicht mehr zum Ueberwinden der letzten Schwierigkeiten aus, das rettende Schutzhaus kann nicht mehr erreicht werden, und vorher tritt der oft tödtliche Collaps oder ein Absturz ein, der bei voller Kraft zu verhindern gewesen wäre. In der Praxis gibt es ja auch ein solches „reines" Steigen nicht, da immer Pausen eingeschoben werden müssen. Aber bei Berücksichtigung aller dieser Momente kann eine Ueberlegung über die mechanischen Möglichkeiten bei Beachtung der subjectiven Momente der vorhandenen Uebung einen Anhalt geben, was man sich vernünftiger Weise zumuthen darf.

Bis zu einem gewissen Grade stehen sich bei der chemischen Maschine wie bei der Dampfmaschine Arbeit und Wärme gegenüber.

Je stärker die Maschine arbeitet, um so mehr Spannkraft wird relativ in Arbeit, um so weniger relativ in Wärme verwandelt. Von der Summe von Arbeit und Wärme wird ein um so grösserer Theil in Arbeit umgesetzt, je grösser die Kraft ist, die sich der Zusammenziehung des Muskels entgegenstellt, und je rationeller der Muskel nach seinem Uebungszustande arbeitet. Es kann dabei vorkommen, wie Fick und Danilewsky ermittelten, dass die Werthe für die geleistete Arbeit und die minder producirte Wärme äquivalent sind. Aber das ist eben nur ein Fall unter einer Unzahl von Fällen, in denen diese besondere Art der Aequivalenz nicht nachweisbar ist, und in denen mit steigender Arbeit auch die Wärmemenge steigt, und selbst dieser Fall beweist absolut nicht, dass im Muskel etwa erst aus den chemischen Spannkräften Wärme und erst aus diesen Arbeit gebildet wird. Wohl aber wird dies durch alle die anderen bereits mitgetheilten Thatsachen widerlegt, zu denen ich noch Folgendes hinzufügen will. Bei derselben Arbeitsleistung, z. B. bei gleicher Hubhöhe, ist die Wärme kleiner, wenn die Arbeit durch viele kleinere, als wenn sie durch wenige, aber grössere Contractionen geleistet wird. Grössere Contractionen erfordern einen grösseren Stoffwechsel im Muskel und ermüden ihn leichter. Für dieselbe mechanische Leistung ist also bei verschiedener Art der Ausführung die Summe von Wärme und Arbeit nicht immer gleich. Wir ermüden desshalb bei Ersteigen derselben Höhe auf einer bequemen, sanft ansteigenden Treppe viel weniger als auf einer steilen Treppe mit hohen Stufen oder auf einer Leiter; in jedem dieser Fälle entspricht selbstverständlich die Summe von Arbeit und Wärme der aufgewendeten chemischen Spannkraft. Ich habe desshalb vorher eine günstige Steigung von 30° für das Bergsteigen als Norm angenommen.

Diese Zahlen zeigen sehr eindeutig, wie verständig der Rath ist, sich erst einige Tage schonend vorzubereiten, ad hoc zu trainiren und dann erst wirkliche Hochtouren zu machen. Dann wird man von diesen Touren einen positiven Gewinn haben und nicht, wie es leider so oft vorkommt, mit einem Minus aus den Bergen zurückkehren. In der Ebene gibt es kein besonderes Vortraining für das Gebirge, weil die Technik des Bergsteigens eben ihre Besonderheiten hat. Der „Berliner Jebirgsschritt“, wie er für die Krankenträger vorgeschrieben ist, und unsere Art des Treppensteigens auf den Fussballen sind dazu sogar direct ungeeignet. Immerhin wird Der im Vortheile sein, der sich durch besondere Körperübungen allgemein

vorbereitet. Ich selbst habe in dieser Beziehung das Radfahren als die beste Vorbereitung empfunden, so wenig ich vom Radfahren als Sport halte. Zur Vorbereitung des Herzens ist es ein ganz ausgezeichnetes Mittel; ebenso sind längere Märsche trefflich geeignet; für die Athemmuskulatur erweist sich das Rudern als vorzügliche Vorbereitung.

Man wird, wenn man seinen Körper in dieser Weise immer in Ordnung hält und rechtzeitig vorbereitet, viel früher an die eigentlichen Gebirgstouren herantreten können, als wenn man ganz unvorbereitet in das Gebirge reist. Aber die Besonderheiten des Gebirges machen trotz alledem eine vernünftige Vorbereitung im Gebirge selbst nicht überflüssig. Sind erst alle Gipfel und Spitzen von den möglichen und unmöglichen Seiten erklommen, alle Schroffen und Thürme bezwungen, so wird das Gebirge seine Bedeutung trotzdem beibehalten. Aber es wird dann noch mehr in den Dienst der Allgemeinheit gestellt als jetzt. Der Jochfinke, sogar die Thalschleiche werden wieder zu ihrem Rechte kommen und aus dem Gebirge nicht nur viele Anregungen mitbringen, sondern auch gesundheitliche Vortheile davontragen.

Wie vorher genauer dargelegt wurde, vermag der gesunde Durchschnittsmensch im Gebirge 20—30 % der Gesammtenergie in mechanische Leistung umzusetzen, während jetzt die besten Dampfmaschinen bis zu 15 % und die besten Petroleummotoren bis zu 18 % ausnützen. Als beste, aber ganz vereinzelte Leistungen sind angegeben für einen Dampfmotor 22,6, für einen Petroleummotor 33,7 %. Unter ganz exceptionellen Verhältnissen vermag der Mensch aber noch viel mehr zu leisten, indem Atwater und Bryant feststellten, dass in einem 6 Tage-Rennen der Radfahrer Albert 45, Miller sogar 60 % der potentiellen Energie der Nahrung in mechanische Arbeit umsetzten. Aber das sind Ausnahmen, welche nur die Bedeutung der menschlichen chemischen Kraftmaschine in's hellste Licht setzen. Nimmt man Durchschnittsverhältnisse, so stehen in Bezug auf Ausnützung der Nahrung Bergsteigen, Dauermärsche und Radfahren oben an, wobei aber dem Bergsteigen wegen der Nebenwirkungen unbedingt die erste Stelle angewiesen werden muss. Hoffentlich gelingt es, die Vortheile der Bergwanderungen und des Hochgebirges selbst einer immer grösseren Schaar zu erschliessen, damit zum Nutzen der Volksgesundheit immer mehr Erholungsbedürftigen echtes „Berg-Heil“ widerfährt.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Leipzig.)

Studien über den Tetanus.

II.

Ueber den Einfluss der Reizstärke auf den Tetanusverlauf bei indirecter Reizung.

Von

Prof. Dr. **F. B. Hofmann**, Leipzig.

(Mit 20 Textfiguren.)

Einleitung.

Die Untersuchungen, welche in der vorliegenden Abhandlung mitgetheilt werden, sollen in erster Linie der weiteren Analyse jener merkwürdigen Erscheinung dienen, auf welche Wedensky in seinen Abhandlungen das Hauptgewicht gelegt hat, dass nämlich der Tetanus des indirect gereizten Muskels bei Verstärkung der Reizströme während continuirlicher Reizung unter bestimmten Umständen sehr beträchtlich an Höhe abnimmt, um bei nachträglicher Abschwächung der Reizung sofort wieder anzusteigen. Dieses paradoxe Verhalten des Tetanus ist vor Wedensky nur noch von v. Kries beobachtet worden, der seine diesbezüglichen Versuche mit der elektrischen Sirene (1885, S. 197 ff.) folgendermaassen beschreibt: „Eine zweite Erscheinung will ich hier nur ganz kurz erwähnen; sie besteht darin, dass Oscillationen einer bestimmten Frequenz bei allmählichem Wachsthum ihrer Amplituden nicht immer ein stetiges Wachsen des tetanisirenden Effectes zeigen. Ich habe zuweilen beobachtet, dass bei allmählicher Verstärkung der Ströme der Tetanus ein Maximum erreichte, absank (nicht bis auf Null) und endlich bei noch weiterer Verstärkung wieder anstieg.

Ging ich dann mit den Stromstärken wieder abwärts, so trat, ganz entsprechend, bei einem gewissen Punkte ein Steigen der Tetanushöhe mit abnehmender Stromstärke auf; eine Täuschung durch Ermüdungserscheinungen ist somit ausgeschlossen. Die ganze Erscheinung ist ein Analogon des Intervalls bei Stromstössen und Inductionsschlägen". Bald darauf (1885, 1886) folgten die Abhandlungen von Wedensky, und seither hat sich mit dem hier vorliegenden Problem Niemand mehr beschäftigt.

Die Experimente, welche Wedensky über diesen Gegenstand angestellt hat, und aus denen er seine schon in der ersten Abhandlung dieser Reihe (dieses Arch. Bd. 93, S. 186 ff.) von mir citirten allgemeinen Sätze über das „Optimum" und „Pessimum" der Reizstärke ableitete, waren der Hauptsache nach auch hier, ebenso wie bei den Frequenzversuchen, solche mit plötzlichem oder allmählichem Wechsel der Reizstärke während andauernder Reizung oder kurze Tetani mit wechselnder Reizstärke bei fortschreitender Ermüdung. Vergleichende Reizungen mit verschiedenen Stromstärken an demselben Nervmuskelpräparate bei Ausschluss der Ermüdung hat Wedensky damals nicht ausgeführt.

Nun hat aber Wedensky neuerdings (1900, 1901, 1902) auch das Verhalten des Tetanus bei verschiedenen Reizstärken nach localer Vergiftung des Nervenstammes untersucht und dabei seine Versuche in der Weise eingerichtet, dass er bei einem und demselben Grade der Vergiftung nach einander Reizungen mit verschiedenen Stromstärken ausführte. Da die Versuche am ausgeschnittenen Nervmuskelpräparate angestellt wurden, so ist dabei freilich eine geringe allmähliche Zunahme der Ermüdung auch nicht ausgeschlossen. Doch tritt sie hier den Vergiftungserscheinungen gegenüber anscheinend in den Hintergrund. Die Resultate dieser Versuche bewogen nun Wedensky, in seinen letzten Publicationen, die mir erst jetzt bekannt geworden sind, eine gewisse Analogie zwischen diesen neueren und seinen älteren Untersuchungen anzunehmen. Aus diesem Grunde, und da zweifellos die Versuche mit localer Nervenvergiftung in naher Beziehung stehen zu meinen Aether- und Curarinvergiftungen des ganzen Thieres, seien hier die Hauptsätze aus Wedensky's Publicationen über diesen Gegenstand mit angeführt.

Im ersten Stadium der localen Nervenvergiftung (der localen „Narkose"), das Wedensky neuerdings (1901, S. 13) das „provi-

sorische" oder „Transformationsstadium"[1]) nennt, erzeugen nach diesem Autor starke Erregungen, welche die narkotisirte Strecke passiren müssen, im Muskel ebensolche schwächere Contractionen wie sehr schwache Erregungen (1900, S. 145); die Tetanushöhe bei schwächerer und stärkerer Reizung wird also in diesem Stadium ziemlich gleich (1901, S. 13). Bei weiter vorgeschrittener Vergiftung, im „Stadium der paradoxen Leitung" (1900, S. 148, 1901, S. 14), werden starke Erregungen durch die „narkotisirte" Nervenstrecke überhaupt nicht hindurchgeleitet, oder sie erzeugen nur eine „Anfangszuckung"[2]), während relativ schwache Erregungen noch durchgeleitet werden und einen Tetanus von beträchtlicher Höhe hervorrufen. Geht die Narkose noch weiter, so verschwindet die Leitfähigkeit der „narkotisirten" Strecke überhaupt, und zwar erhält sich die Leitfähigkeit für schwache Erregungen am längsten (1901, S. 17). Diese Phänomene stehen auch in einer gewissen Abhängigkeit von der Reizfrequenz. „Je höher in gewissen Grenzen diese letztere ist, desto früher treten sie hervor" (1900, S. 148).

Wedensky bezeichnet den eben beschriebenen Zustand des Nerven, in welchen dieser durch Behandlung mit Giften oder durch die verschiedensten andersartigen Schädigungen (1901, 1902) versetzt werden kann, jetzt als „Parabiose" und betrachtet die von ihm früher untersuchten Erscheinungen bei der Ermüdung des Nervmuskelpräparates als Folge eines analogen parabiotischen Zustandes der Nervenendigungen. Inwieweit ich seine Meinung über das Wesen dieser „Parabiose" theilen kann, wird später zu erörtern sein. Hier möchte ich bloss, nachdem ich über die jetzigen Anschauungen von Wedensky aus seinen letzten Schriften orientirt bin, meinen Standpunkt dahin präcisiren, dass ich ebenso wie er, die Ursache für das Zustandekommen der Anfangstetani beim er-

1) Der Name bezieht sich darauf, dass in diesem Stadium Erregungswellen von hoher Frequenz beim Durchgang durch die „narkotisirte" Strecke in solche von einer geringeren Frequenz umgewandelt werden, worüber Näheres am Schluss dieser Abhandlung.

2) Wedensky nennt eine flüchtige Contraction zu Beginn der tetanischen Reizung stets „Anfangszuckung". Bei meinen Versuchen kann ich aber mit Bestimmtheit versichern, dass diese vorübergehenden Contractionen Tetani und keine Zuckungen sind, denn sie sind beträchtlich höher und dauern viel länger als einfache Zuckungen.

müdeten Nervmuskelpräparate vorwiegend im Nervenendorgan suche.

Das also, was ich mir in der vorhergehenden und in der vorliegenden Abhandlung zu studiren vorgenommen habe, wäre nach der Ausdrucksweise von Wedensky die „Parabiose“ des Nervenendorgans. Sie lässt sich herbeiführen durch Ermüdung des Präparates — darauf bezogen sich die früheren Abhandlungen von Wedensky. Man kann sie aber auch durch Gifte erzeugen, und diesen Weg habe ich beschritten und einen Theil der Resultate in meiner vorigen Abhandlung mitgetheilt. Inzwischen hatte nun aber, wie ich in der Nachschrift zu jener Abhandlung schon erwähnte, auch Wedensky einen Versuch über das Verhalten des Nervmuskelpräparates bei schwacher Curaresirung des Thieres gemacht und dabei Folgendes gefunden (1901, S. 84 ff.): Wenn man einen Frosch mit sehr wenig Curare vergiftet, so dass sich die Lähmung ganz langsam entwickelt, und wenn man dann von Zeit zu Zeit Probereizungen mit 40—60 Reizen in der Secunde macht, so kann man bei gleichzeitiger Verzeichnung der Muskelcontractionen und Beobachtung der Actionsströme des Muskels mittelst des Telephons dieselben Stadien der Transformation und der paradoxen Leitung nachweisen wie bei localer Vergiftung des Nervenstammes. Im Stadium der paradoxen Leitung tritt ferner jene (zuerst von Böhm [1894] gefundene) Erscheinung auf, dass einzelne oder in längeren Intervallen auf einander folgende Inductionsströme unwirksam bleiben, während frequentere Reizungen einen Anfangstetanus geben. Diese Anfangstetani sollen nach Wedensky besser durch Ströme von mässiger Stärke hervorzurufen sein als durch starke Ströme. Im letzteren Falle sollen sie sowohl schwächer als auch von kürzerer Dauer sein als im ersteren.

Ich habe die neuesten Ausführungen von Wedensky desswegen hier schon miterwähnt, weil ich den Lesern, die das russische Buch dieses Autors nicht kennen, eine Uebersicht über den augenblicklichen Stand der Frage geben wollte. Im Uebrigen würde es den Gang meiner Darstellung nur verwirren, wenn ich gleich jetzt auf die hierdurch angeregten Fragen eingehen wollte. Ich bleibe vielmehr bei meinem schon in der vorigen Abhandlung eingehaltenen Gedankengang. Wurde dort zunächst bei unveränderter „übermaximaler“ Reizstärke (oder vielmehr gleichem Reizwerth der Einzelreize) unter sonst gleichbleibenden Bedingungen die Reizfrequenz

variirt[1]), so ist die Hauptfrage jetzt, wie verhält sich der Tetanus bei indirecter Reizung mit verschiedenen Reizfrequenzen, wenn unter sonst gleichbleibenden Bedingungen die Reizstärke variirt wird. Hier wie dort untersuche ich zunächst das Verhalten des Tetanus bei kurzdauernder Reizung am frischen, unvergifteten Präparat mit erhaltenem Kreislauf, gehe dann über zu Vergiftungen mit Aether und Curarin und wende mich erst zuletzt kurz den complicirteren Verhältnissen zu, nämlich dem Verhalten des Tetanus bei verschiedenen Reizstärken und fortschreitender Ermüdung.

Versuchstechnik.

Um bei den Experimenten am frischen Präparat und bei den Aether- und Curarinversuchen die Ermüdung möglichst hintanzuhalten, wurden die Reizungen wie bei den Frequenzversuchen am blutdurchströmten Muskel ausgeführt, möglichst kurz gemacht (gewöhnlich 5″) und zwischen dieselben längere Pausen (von einigen Minuten) eingeschaltet. Auch sonst war die Technik der Versuche im Allgemeinen dieselbe wie bei den Frequenzversuchen. Nur die Art und Weise, wie die Stromstärke variirt wurde, muss noch besonders besprochen werden. Wedensky hat diese Variation bei seinen Versuchen gewöhnlich einfach durch Verschieben der secundären Spirale eines Inductoriums bewirkt. Dabei wird zwar auch die Stromstärke im primären Kreis etwas beeinflusst, und dies könnte, wenn man wie Wedensky einen gewöhnlichen Schlittenapparat mit einem an den Contactstift anschlagenden Wagner'schen Hammer benützt, auch eine kleine Aenderung der Unterbrechungsfrequenz des primären Stromes bedingen. Aber dieser Fehler kommt praktisch ganz in Wegfall, wenn man, wie es in den vorliegenden Versuchen geschah, die frei schwingende Feder des Bernstein'schen Unterbrechers benützt, und auch bei den Wedensky'schen Versuchen kann er höchstens als eine geringe Unreinheit der Versuchstechnik angesehen werden.

1) Ich werde derartige Versuche im Folgenden kurz als „Frequenzversuche“ bezeichnen. Zur Vermeidung von Missverständnissen möchte ich noch bemerken, dass der Ausdruck „gleicher physiologischer Reizwerth der Einzelreize“ nur besagen soll, dass die betreffenden Ströme den jeweiligen Schwellenwerth stets um den gleichen Betrag an Stärke übertrafen.

Der Hauptfehler dieses Verfahrens ist vielmehr der, dass die physiologisch schwächer wirkenden Schliessungsinductionsströme nicht abgeblendet werden. Diese werden ja bei weiterer Entfernung der secundären Spirale, bei welcher die Oeffnungsinductionsströme den Nerven schon erregen, noch unwirksam sein, bei der Annäherung der Spiralen aber schliesslich auch wirksam werden. Wenn man nun unter gewissen Umständen bei Verstärkung der Reizung ein Absinken des Tetanus ähnlich wie bei einer Vermehrung der Reizfrequenz beobachtet, so könnte dieses Phänomen ja einfach durch das Wirksamwerden der Schliessungsinductionsströme und die dadurch hervorgerufene Verdopplung der Reizfrequenz bedingt sein. Diesem Einwand kann man auch dadurch nicht vollständig entgehen, dass man, wie Wedensky es zur Controle that, eine Helmholtz'sche Nebenschliessung einschaltet. Denn bekanntlich überwiegt dann wieder die physiologische Wirkung des Schliessungsinductionsstromes über die des Oeffnungsinductionsstromes, nur ist die Differenz zwischen beiden kleiner geworden. Auch die übrigen Controlexperimente von Wedensky halten dem erwähnten Einwurf nicht Stand. Wedensky variirte nämlich die Reizstärke ausserdem durch Ein- und Ausschalten grosser Widerstände im secundären Kreise (1886, § 9, S. 23); ferner veränderte er bei derselben Stromstärke die Erregbarkeit des Nerven dadurch, dass er die Reizstelle in Anelektrotonus bezw. Katelektrotonus versetzte (1886, § 10, S. 24), und erhielt dabei stets analoge Resultate. Bei allen diesen Versuchen blieb aber der Unterschied im physiologischen Reizwerth der Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströme bestehen, so dass also sowohl bei einer gewissen Herabsetzung der Erregbarkeit als auch bei einer bestimmten Abschwächung der Stromstärke durch Widerstände die Schliessungsinductionsströme unwirksam werden können und somit die Reizfrequenz auf die Hälfte herabgesetzt werden kann.

Nun kann man ja diesen Versuchsfehler dadurch sicher vermeiden, dass man statt der ungleichen Inductionsströme vom gewöhnlichen Inductorium eine andere Reizungsart (seien es nun gleichwerthige Inductionsströme oder der unterbrochene constante Strom) verwendet. Da man aber hierzu besondere Apparate benöthigt, die nicht in Jedermanns Hand sind, so ist es für die Zwecke der bequemen Nachuntersuchung immer wünschenswerth, mit den einfachsten Mitteln auszukommen. Ich habe mich daher beim gewöhnlichen Inductionsapparate (und dem Bernstein'schen akustischen Strom-

unterbrecher) gegen die Einmischung der Schliessungsinductionsströme dadurch zu sichern gesucht, dass ich eine Anordnung wählte, bei welcher die Schwelle für einzelne Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströme möglichst verschieden war, und die Variationen der Stromstärke bloss innerhalb des Intervalls zwischen den beiden Schwellen ausführte [1]), doch so, dass ich nie ganz dicht bis an die Schwelle für die Schliessungsinductionsströme herankam. Freilich ist auch dieses Verfahren ohne weitere Controle noch nicht ganz zuverlässig. Denn wenn auch die einzelnen, in längeren Intervallen auf einander folgenden Schliessungsschläge noch nicht wirksam waren, so könnten sie doch beim Tetanisiren in Folge der Volta'schen Alternative wirksam werden. Ich habe mich daher überdies bei niedrigen Reizfrequenzen noch besonders davon überzeugt, dass im unvollkommenen Tetanus auch bei den stärksten Reizströmen, die ich verwendete, nur eine der Anzahl der Unterbrechungen gleiche Zahl von Muskelzuckungen nachzuweisen war. Für höhere Reizfrequenzen bot eine gewisse, allerdings auch nicht ganz zuverlässige Garantie die Beobachtung, dass bei gleichem Widerstand im secundären Kreis die Schwelle für Einzelzuckungen, wenn die Unterbrechung des primären Stromes mit der Hand ausgeführt wurde, bei einer grösseren Entfernung der secundären Spirale von der primären lag als die Schwelle für den Tetanus. Lag also beispielsweise in einem speciellen Falle die Schwelle für einzelne Oeffnungsinductionsströme bei 33 cm Rollenabstand, so trat der Tetanus bei 60 Unterbrechungen in der Secunde erst bei 30 cm R.-A. auf. Vermuthlich gilt nun in solchen Fällen für das Wirksamwerden der Schliessungsinductionsströme Aehnliches. Wenn also die Schwelle für einzelne Schliessungsströme im selben Falle bei 15 cm R.-A. lag, so ist wohl mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass beim Tetanisiren mit 16—18 cm R.-A. (und weiter bin ich nicht gegangen) nur die Oeffnungsinductionsströme wirksam waren.

Um aber völlig sicher eine durch die Ungleichheit der auf einander folgenden Reizströme bedingte Veränderung der Reizfrequenz bei Variation der Reizstärke auszuschliessen, habe ich ausserdem noch eine Anzahl von Controlexperimenten mit anderen Reizmethoden ausgeführt, welche physiologisch gleich-

1) Dasselbe hat neuerdings Wedensky (1900, S. 157) gethan, als es ihm darauf ankam, nur Reizströme von einer Richtung zu verwenden.

werthige Reizströme liefern. Zunächst habe ich einige Probereizungen mit meinem Unterbrecher vorgenommen, indem ich vermittelst desselben einen constanten Strom, dessen Stärke variirt werden konnte, direct durch den Nerven schickte. Ferner verwendete ich zur Nervenreizung die Wechselströme einer von Herrn Professor v. Frey construirten elektrischen Sirene.

Das Constructionsprincip dieses Apparates ist dasselbe wie bei der v. Kries'schen Sirene (vgl. v. Kries [1885] und Samojloff [1898]). Der wesentliche Theil desselben ist eine kreisrunde Messingscheibe, in deren Rand Ausschnitte gefräst und sodann mit Stücken weichen Eisens wieder ausgefüllt sind. Der Rand der Scheibe ist auf diese Weise in eine Anzahl gleich breiter Abschnitte getheilt, die abwechselnd aus Eisen und Messing bestehen. Diesen Abschnitten gegenüber befindet sich auf der einen Seite ein Elektromagnet, der von einem constanten Strom durchflossen wird. Auf der anderen Seite der Scheibe, und nur durch diese von dem Elektromagneten getrennt, ist eine Spule mit vielen Windungen eines feinen Kupferdrahtes unverrückbar befestigt; sie enthält ein Bündel dünner Eisendrähte als Kern. Wird die Messingscheibe durch einen Motor in Drehung versetzt, so schiebt sich abwechselnd ein Eisen- und Messingzahn zwischen Magnet und Drahtbündel ein, wodurch der Magnetismus des letzteren bald verstärkt, bald abgeschwächt wird und in der Spule Wechselströme von annähernd sinusförmigem Verlauf inducirt werden (vgl. v. Kries, 1885). Die v. Frey'sche Sirene unterscheidet sich von der von v. Kries dadurch, dass bei ihr an der Achse der Messingscheibe ein Abblender angebracht ist, welcher gestattet, einzelne Phasen der Elektricitätsschwankungen in der secundären Spirale herauszuschneiden, so dass man dem Präparate Ströme von verschiedener Frequenz (im Verhältniss von 1 : 5 : 15) entweder gleicher oder wechselnder Richtung zuschicken kann.

Der Verlauf der einzelnen Ströme ist bei allen drei verwendeten Reizgebern (gewöhnliches Schlitteninductorium, Unterbrecher für den constanten Strom, elektrische Sirene) verschieden. Gemeinsam ist allen drei Reizmethoden nur das, dass man bei der Verstärkung des Reizes von Schwellenreizen ausgehend allmählich zu Strömen gelangt, von denen man erfahrungsgemäss weiss, dass sie als Einzelreize auf den Nerven applicirt zunehmend höhere und endlich maximale Zuckungen auslösen. Was bei dieser „stärkeren“ Reizung in jedem Einzelfalle das Wesentlichste ist, inwieweit etwa neben der

Grösse der Stromesschwankung auch die grössere Steilheit derselben oder andere Besonderheiten in ihrem Verlauf mit in Betracht kommen, bleibt zunächst ganz unentschieden. Für eine weitere genaue Analyse der Reizwirkungen wäre es zweifellos der richtigere, aber auch der weitaus schwierigere Weg, den Verlauf der Reizströme auf eine möglichst einfache Form zu bringen, also entweder rein sinusoïdale oder geradlinige Elektricitätsschwankungen zu verwenden, und diese in bekannter Weise zu variiren. Ich habe von einer derartigen weitläufigen, ganz systematischen Untersuchung desswegen absehen können, weil mir der Erfolg der Versuche zeigte, dass für die erste Analyse der Erscheinungen meine Versuchsanordnungen vollkommen ausreichten. Ein erster Anfang zu einer solchen Untersuchung ist übrigens wohl durch die Verwendung der elektrischen Sirene, mit Hülfe welcher man wenigstens angenäherte Sinusschwankungen erzeugen kann, gemacht.

Eine Schwierigkeit bei diesen Untersuchungen bietet der eingehend schon von Samojloff (1898) erörterte unregelmässige Verlauf der submaximalen Tetani beim Frosch. In manchen Fällen sind diese Unregelmässigkeiten freilich nur unbedeutend und machen bloss einen Schönheitsfehler der Curve aus, deren allgemeine Form aber noch ganz gut festzustellen ist. Bei anderen Thieren dagegen sind diese Unregelmässigkeiten auch bei Verwendung sehr regelmässig arbeitender Reizgeber (der elektrischen Sirene) so bedeutend, dass die allgemeine Form des Tetanus durch dieselben ganz verwischt wird. Das erstere scheint bei sehr guten Warmfröschen — speciell bei Temporarien (Rana fusca), die ja besonders leicht „warm“ werden —, das letztere bei Kaltfröschen (speciell bei Rana esculenta) der Fall zu sein. Man ist also bezüglich der Ergebnisse abhängig von der Beschaffenheit der Thiere und den Verhältnissen, in welchen sie gelebt haben, der Jahreszeit, der Witterung u. s. w. Um von diesen physiologischen Saisonunterschieden ganz unabhängig zu sein, verwandte ich für viele Versuchsreihen Kaninchen, bei welchen auch mit den gewöhnlichen Unterbrechern in der Regel glatte submaximale Tetani zu erzielen sind. Ich rathe dringend, insbesondere für die erste Nachuntersuchung, diese Thiere zu verwenden, weil man sicher sein kann, bei zweckmässigem Vorgehen schon im ersten Versuch gute Ergebnisse zu erhalten.

1. Reizungen am unvergifteten, unermüdeten Nervmuskelpräparate bei erhaltenem Kreislauf.

Von der gerade bei submaximalen Reizungen besonders schwierigen Discussion der Anstiegsform des Tetanus (vgl. die Bemerkungen bei Bohr, 1882, S. 268 ff.) sehe ich hier aus den schon in der ersten Abhandlung dieser Reihe mitgetheilten Gründen wiederum ab. Statt des Grenzwerthes, welchem der Tetanus zustrebt, wird daher im Folgenden immer nur die wirklich erreichte Höhe desselben berücksichtigt.

Beim **Kaninchen** folgt bei kurzen, submaximalen und maximalen Reizungen am unvergifteten frischen Nervmuskelpräparate auch noch bei hohen Reizfrequenzen (jedenfalls bis zu 260 Reizen in der Secunde) auf den ersten steilen Anstieg eine allmähliches, während der ganzen Dauer der Reizung anhaltendes Weiteransteigen des Tetanus. Dieser zweite Anstieg ist um so deutlicher ausgesprochen, je stärker die Reizung ist. Bei ganz schwachen (Schwellen-) Reizen bleibt der Tetanus während der ganzen Dauer der Reizung fast gleich hoch, ja, es kann sogar zu Beginn der Reizung eine vorübergehende, etwas höhere Erhebung, eine Anfangszacke, angedeutet sein. Die Höhe der Tetanuscurve nimmt bekanntlich mit zunehmender Reizstärke zu, bis zu einem auch bei weiterer Verstärkung der Reizung gleichbleibenden Maximum.

Die Höhe dieses Maximums ist innerhalb der von mir untersuchten Reizfrequenzen, soweit sie vollkommene Tetani ergeben, also von etwa 60 bis zu 260 Reizen in der Secunde, kaum merklich verschieden. Copirt man die in Intervallen von einigen Minuten aufgenommenen Tetanuscurven verschiedener Reizstärken so über einander, dass die Anfangspunkte zusammenfallen, so erhält man einen unmittelbaren Vergleich, von dem Fig. 3 *a* auf S. 499 ein für alle ebengenannten Reizfrequenzen genügendes Beispiel gibt.

Beim **Frosch** findet man (sicher wenigstens bei schon längere Zeit in der Gefangenschaft lebenden Thieren) je nach der verwendeten Reizfrequenz ein verschiedenes Verhalten des Tetanus bei Variation der Reizstärke. Bei niedrigen Reizfrequenzen (bis etwa zu 60 Reizen in der Secunde) entspricht der Verlauf des Tetanus bei schwachen und starken Reizen im Ganzen dem beim Kaninchen eben angegebenen, der wohl auch von allen Seiten als der normale angesehen wird. An den über einander copirten Curven (vgl. Fig. 1 *a*) sieht man, dass

die Tetani bei Verstärkung der Reizung an Höhe bis zu einem bestimmten Maximum zunehmen. Auffällig ist nur, dass dieses Maximum beim Frosch schon bei relativ viel geringeren Stromstärken erreicht wird als beim Kaninchen. Das ergibt sich schon ganz deutlich aus einem Vergleich der Curven von Fig. 1 *a* und 3 *a*, es wirkt aber noch überzeugender, wenn die Schwelle in beiden Fällen die gleiche ist. So pflegt beim Frosch, wenn die Reizschwelle bei 30 cm Rollenabstand liegt, der maximale Tetanus schon bei 26 bis 28 cm R.-A. aufzutreten, während beim Kaninchen z. B. in Fig. 3 *a*, wo die Schwelle ebenfalls bei 30 cm R.-A. liegt, noch beim Uebergang von 24 cm auf 18 cm R.-A. eine beträchtliche Zunahme der Tetanushöhe zu constatiren ist.

Bei mittleren Reizfrequenzen (etwa um 100 Reize in der Secunde, aber je nach der Beschaffenheit des Versuchsthieres verschieden, vgl. die erste Mittheilung S. 196 und 208 oben), bei welchen auch nur kurz dauernde Tetani starker Reizungen schon einen Gipfel besitzen, macht sich ausser der Verschiedenheit der Tetanushöhe ein weiterer Unterschied zwischen den Tetanis verschiedener Reizstärken darin bemerklich, dass dieser Gipfel bei schwachen Reizungen nicht vorhanden ist (vgl. Fig. 1 *b*).

Bei hohen Reizfrequenzen (etwa um 200 Reize in der Secunde herum) fällt, wie schon in der ersten Abhandlung erwähnt wurde, beim unvergifteten Frosch und starker Reizung der Gipfel in den ersten steilen Anstieg des Tetanus hinein, der Tetanus sinkt vorzeitig ab. Bei schwächeren Reizen ist entweder auch hier noch kein Gipfel zu beobachten, oder, wenn er vorhanden ist, was häufig genug vorkommt, so tritt er spät auf, und das Absinken des Tetanus nach demselben ist sehr geringfügig. Bei diesen hohen Reizfrequenzen nimmt also mit der Verstärkung des Reizes die Tetanushöhe gerade so wie bei niederen Reizfrequenzen zunächst allmählich bis zu einem Maximum zu. Verstärkt man sodann die Reizströme noch weiter, so werden die Tetani in Folge ihres vorzeitigen Absinkens wieder niedriger, und zwar um so deutlicher, je stärker die Reizung ist (vgl. Fig. 1 *c*, insbesondere aber auch Fig. 6 *a*).

Mit der gewöhnlichen Unterscheidung zwischen „submaximalen“ und „maximalen“ Tetanis, die beim Kaninchen vollkommen zur Beschreibung ausreicht, kommt man also bei diesen hohen Reizfrequenzen am Froschmuskel nicht mehr recht aus, und es ist daher für manche Fälle vielleicht nicht unzweckmässig, nach Wedensky für jene

Stromstärke, durch welche bei kurzdauernder Reizung der höchste, continuirlich auf ziemlich gleicher Höhe verharrende oder nur ganz wenig absinkende Tetanus erzeugt wird, den Ausdruck „Optimum"

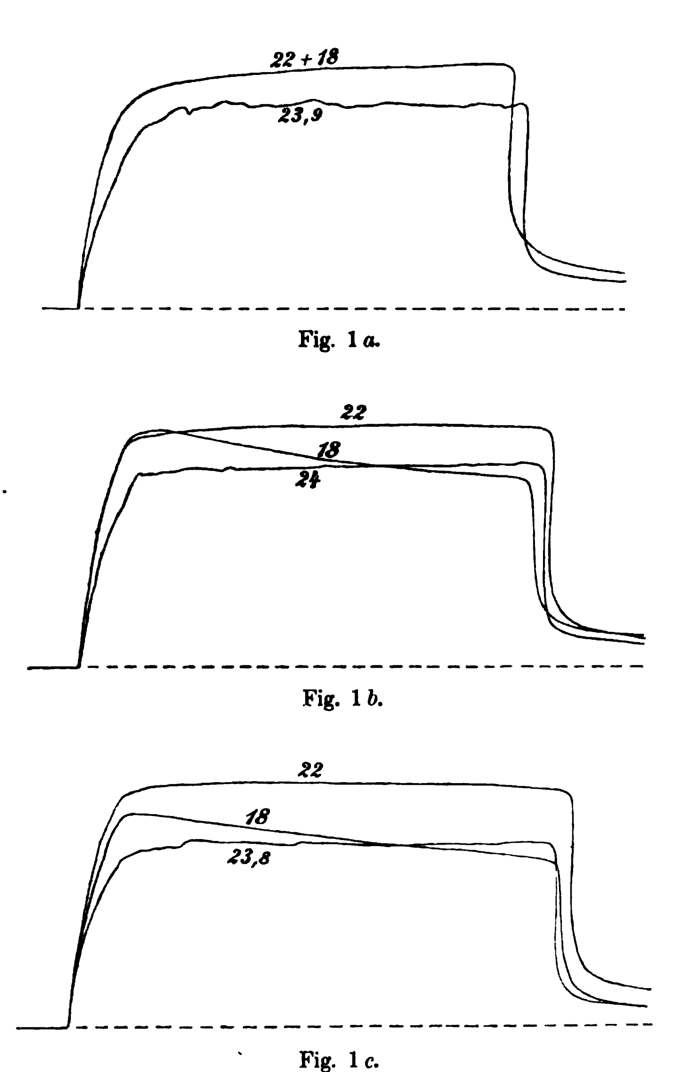


Fig. 1 *a*.

Fig. 1 *b*.

Fig. 1 *c*.

Fig. 1 *a*—*c*. R. fusca, Warmfrosch. Ueber einander copirte Tetanuscurven bei indirecter Reizung des normalen, blutdurchströmten M. gastrocnemius mit Inductionsströmen. Variirung der Reizstärke bei verschiedenen Reizfrequenzen. Dauer der Tetani 5″. Dauer der dazwischen liegenden Pausen 5′. Schwelle in allen Versuchen bei 25 cm R.-A. Reizfrequenz in Fig. *a* 30 in der Secunde, in Fig. *b* 120 in der Secunde, in Fig. *c* 260 in der Secunde. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den Rollenabstand bei der Reizung an.

zu gebrauchen[1]). Da aber am frischen Muskel des Frosches das „Optimum“ der Reizstärke mit der eben maximalen Reizung identisch ist, so habe ich in der vorliegenden Abhandlung der Einheitlichkeit wegen vorgezogen, bloss zu unterscheiden zwischen den Tetanis submaximaler, eben maximaler und übermaximaler Reizungen. Die Besonderheit, dass am Froschmuskel bei hohen Reizfrequenzen die Tetani „übermaximaler“ Reizungen niedriger sind als die der „eben maximalen“, kann jedenfalls zu keinem Missverständnisse führen.

2. Versuche an mit Aether oder Curarin vergifteten Thieren.

Da das Absinken des Tetanus bei Reizung mit frequenten Strömen maximaler Stärke während der Aethernarkose oder der Curarinvergiftung viel bedeutender ist als am unvergifteten Thiere, so konnte man erwarten, dass sich der im letzteren Falle nur beim Frosch angedeutete Unterschied zwischen den Tetanis eben maximaler und übermaximaler Reizstärken bei diesen Vergiftungen viel deutlicher vorfinden werde. Ich studirte daher von Anfang an bei den schon in der ersten Abhandlung beschriebenen Frequenzversuchen auch den Einfluss einer Variation der Reizstärke.

a) Die Veränderung der Tetanuscurven verschiedener Reizstärken, aber einer und derselben Reizfrequenz bei fortschreitender Aethernarkose oder zunehmender Curarinvergiftung.

Da bei diesen Experimenten eine Ermüdung durch allzu häufige Reizung vermieden werden soll, so habe ich die Versuche so eingerichtet, dass ich während der Vergiftung von Zeit zu Zeit in regelmässiger Weise Probereizungen mit Strömen von womöglich stets gleichem submaximalem, maximalem und übermaximalem Reizwerth ausführte. Um eine wenigstens angenäherte Gleichheit des physiologischen Reizwerthes bei den Vergleichsversuchen zu erzielen, verfuhr ich wiederum so wie bei den Frequenzversuchen, d. h. ich

1) Ob man überdies den Wedensky'schen Ausdruck „Reizpessimum“ für jene Reizungen, welche einen ungemein rasch absinkenden Tetanus (Anfangstetanus) geben, beibehalten will, ist ebenfalls nur eine Frage der Zweckmässigkeit. In manchen Fällen ist die Bezeichnung entschieden sehr bequem. Irgend welche Besonderheit ist aber meiner Meinung nach mit dieser Reizungsart nicht verknüpft.

hielt die Schwelle durch Ein- oder Ausschalten von Widerständen im secundären Kreis bei einem bestimmten Rollenabstande fest und näherte dann die secundäre Spirale der primären bei den einzelnen Reizungen stets um denselben Betrag. Da die Schwellenbestimmung immer möglichst rasch ausgeführt werden musste, so unterliefen dabei freilich manchmal kleine Fehler, die sich besonders bei den submaximalen Tetanis in einer von der zu erwartenden abweichenden Tetanushöhe bemerkbar machten. Solche kleine Unregelmässigkeiten sind zwar an und für sich ohne Belang, müssen aber bei der Beurtheilung der nachfolgenden Curvenbeispiele mit in Rücksicht gezogen werden.

Fehler in der Schwellenbestimmung sind bei diesen Versuchen desswegen sehr schwer zu vermeiden, weil durch eine einmalige erfolgreiche Reizung die Reizschwelle für einige Zeit modificirt werden kann. Soweit ich diese Verhältnisse bisher überblicke (eine streng systematische Untersuchung darüber habe ich nicht ausgeführt), kann man bezüglich dieser Veränderungen der Reizschwelle innerhalb einer Versuchsreihe zweierlei Stadien unterscheiden. Zu Beginn der Versuchsreihe, solange das Präparat noch unvergiftet ist, oder auch noch bei schwachen Vergiftungsgraden, wird die Erregbarkeit durch eine erfolgreiche schwache Reizung vorübergehend gesteigert. Dieses Phänomen ähnelt ausserordentlich der „Treppe“ bei Einzelzuckungen und geht, nebenbei bemerkt, in der That mit einer Vergrösserung der Tetanushöhe bei Wiederholung derselben schwachen Reizung einher. Bei etwas stärkerer Vergiftung stellt sich dagegen ganz allmählich das umgekehrte Phänomen ein: ein vorübergehendes Absinken der Erregbarkeit nach jeder Reizung, das im Endstadium der Vergiftung vor der völligen Lähmung so weit gehen kann, dass die Erregbarkeit nach jeder (erfolgreichen) Reizung überhaupt für einige Zeit erlischt. Die Phänomene sind ganz besonders deutlich beim Frosch zu beobachten, doch wohl auch am Kaninchen wiederzufinden. An letzterem Versuchsthier hat eine analoge Erscheinung: Erhöhung der Reizschwelle nach einigen Reizungen („Ermüdungsreaction“) auch Köster (1899, S. 931) bei Schwefelkohlenstoffvergiftung gesehen. Kurzdauernde Unerregbarkeit nach einmaliger starker Reizung ist ferner ebenfalls am Kaninchen von Hayashi und Muto (1902) nach Vergiftung mit Andromedotoxin beobachtet worden.

Der allgemeine Gang der Tetanusänderung ist bei der Aethernarkose und der Curarinvergiftung im Ganzen der gleiche. Ob nicht vielleicht in Einzelheiten kleine Unterschiede vorkommen, kann ich freilich nicht mit Sicherheit sagen, weil ich die grösseren systematischen Untersuchungsreihen fast alle mit Curarinvergiftung angestellt habe und nur gelegentlich kürzere Aetherversuche eingeschaltet habe. Zwischen dem Verhalten des Frosch- und Kaninchenpräparates

zeigten sich bei diesen Versuchen gewisse Unterschiede, die aber wohl nur auf Nebenumstände zurückzuführen, jedenfalls nicht principieller Natur sind.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse beim **Kaninchen,** so können wir in der Beschreibung zweckmässig aus einander halten die Tetani niederer Reizfrequenzen (unter etwa 60 Reizen in der Secunde) und die Tetani höherer Reizfrequenzen (untersucht bis zu 260 Reizen

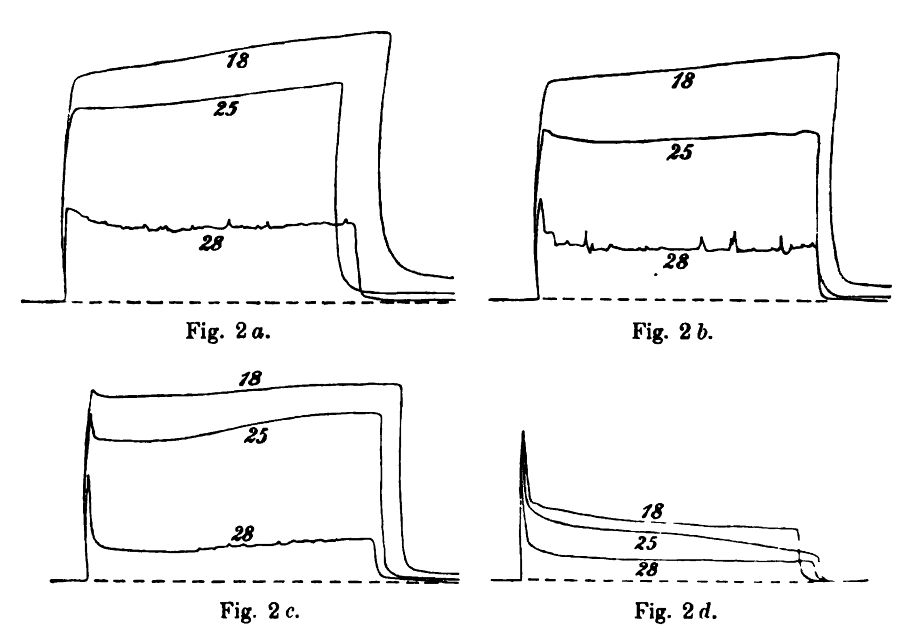


Fig. 2 *a*. Fig. 2 *b*.

Fig. 2 *c*. Fig. 2 *d*.

Fig. 2 *a—d*. Kaninchen, rund $1^1/_2$ kg schwer. Ueber einander copirte Tetanuscurven des indirect mit Inductionsströmen verschiedener Stärke gereizten M. gastrocnemius bei fortschreitender Curarinvergiftung. Dauer der Tetani 5″. Reizfrequenz 60 in der Secunde. Reizschwelle in allen Versuchen bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den Rollenabstand der betreffenden Reizung an. — Die Curven der Fig. *a* wurden aufgenommen, nachdem eine halbe Stunde zuvor 0,2 mg Curarin subcutan injicirt worden war. Unmittelbar nach dem Versuch Injection von noch 0,2 mg Curarin. Eine Viertelstunde darauf wurden die Curven der Fig. *b*, eine halbe Stunde nach der zweiten Injection die Curven der Fig. *c* aufgenommen. Dann wurden noch 0,2 mg Curarin injicirt. Im Laufe der nächsten Viertelstunde gab der Muskel die in Fig. *d* abgebildeten Curven, nach einer halben Stunde ähnliche Curven, wie sie von einem anderen Versuch in Fig. 12 *b* im nächsten Abschnitte dieser Abhandlung wiedergegeben sind. Trotzdem die Gesammtsumme aller Einzelgaben die letale Dose (beim Böhm'schen Curarin ist dieselbe 0,36 mg pro Kilogramm Kaninchen, bei unserem Thiere betrüge sie demnach rund 0,5 mg) überschreitet, ist das Thier nicht gelähmt, weil während der langen Versuchszeit genügend viel Curarin wieder ausgeschieden worden ist.

in der Secunde). In Wirklichkeit besteht natürlich zwischen beiden keine scharfe Grenze, sondern sie sind durch allmähliche Ueber-

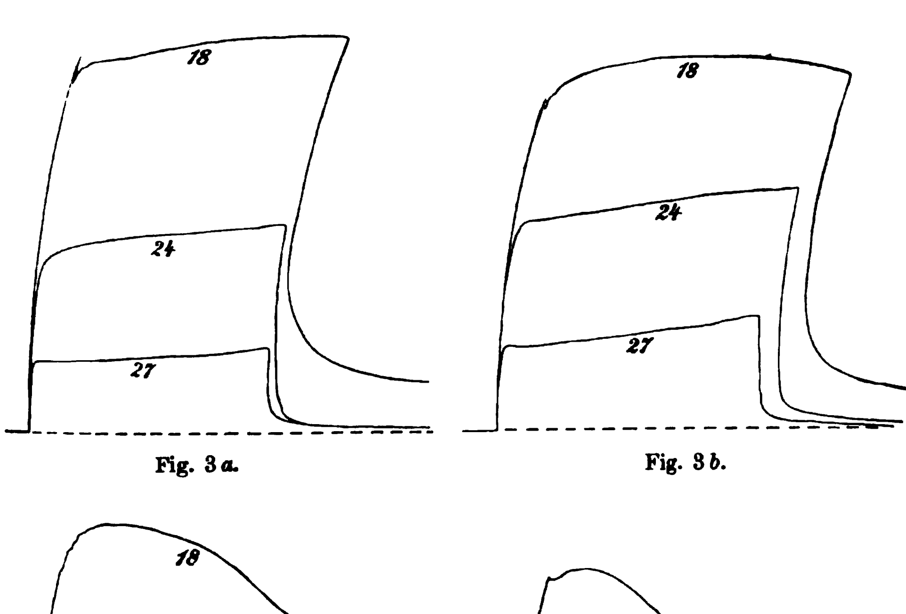


Fig. 3 *a*. Fig. 3 *b*.

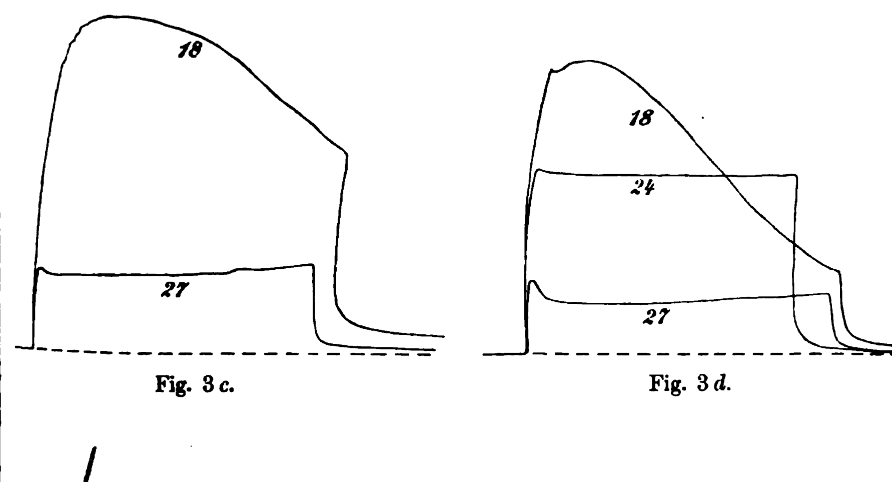


Fig. 3 *c*. Fig. 3 *d*.

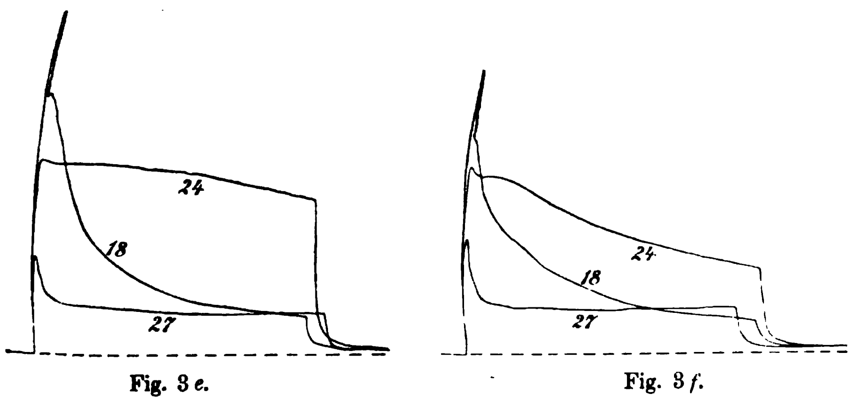


Fig. 3 *e*. Fig. 3 *f*.

(Figurenerklärung siehe S. 500.)

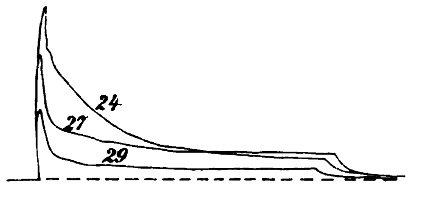


Fig. 3 *g*.

Fig. 3 *a—g*. Kaninchen. Uebereinander copirte Tetanuscurven des indirect mit Inductionsströmen verschiedener Stärke gereizten M. gastrocnemius bei fortschreitender Curarinvergiftung. Reizfrequenz in den Fig. *a—d* und Fig. *g* 120 in der Secunde, in den Fig. *e* und *f* 180 in der Secunde. Reizschwelle in allen Versuchen bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern die zugehörigen Rollenabstände der Reizung an. Dauer der Reizung 5″. Fig. *a* gibt die Probereizungen vor der Vergiftung wieder und soll als Beispiel für das Verhalten des normalen Tetanus am unvergifteten Thiere dienen. Da während der stundenlangen Dauer des Versuchs ein grosser Theil des allmählich injicirten Curarins wieder ausgeschieden wird, wäre es hier ganz werthlos, die Menge des verbrauchten Giftes anzuführen.

gänge mit einander verbunden. Von den dieser Abhandlung beigegebenen Curvenbeispielen zeigen Fig. 2 *a—d* das Verhalten der Tetani niederer Reizfrequenzen (bei 60 Reizen in der Secunde), Fig. 3 *a—g* die Umwandlung der Tetani höherer Reizfrequenzen bei zunehmender Curarinvergiftung. In letzterem Beispiel ist zwar die Reizfrequenz nicht in allen Versuchen die gleiche (die Figg. 3 *a—d* und Fig. 3 *g* sind mit 120 Reizen in der Secunde, Figg. *e* und *f* mit 180 Reizen in der Secunde aufgenommen), doch ist die Differenz derselben für den Vergleich von untergeordneter Bedeutung.

Bei den Tetanis niederer Reizfrequenzen sind hauptsächlich zwei allmählich eintretende Veränderungen hervorzuheben. Die erste ist die gleichmässige Abnahme der Tetanushöhe sowohl bei maximalen, als auch bei submaximalen Reizungen. Die zweite Veränderung besteht in der allmählichen Ausbildung einer vorübergehenden höheren Erhebung zu Beginn der Reizung, die zuerst bei den Tetanis ganz schwacher (Schwellen-) Reize auftritt, mit zunehmender Vergiftung aber auch an den etwas höheren Tetanis mittlerer Reizstärken, zuletzt auch bei den maximalen Tetanis sichtbar wird. Im Uebrigen ändert sich die Tetanusform sehr wenig und sowohl bei den maximalen als auch bei den submaximalen Tetanis in gleicher Weise. Sie zeigt noch längere Zeit nach der Vergiftung, wenn die Tetanushöhe schon beträchtlich abgenommen hat, und die Anfangszacke bei schwachen Reizungen schon ausgebildet ist, einen ganz schwachen Anstieg während der ganzen Reizdauer; später bleibt die

Tetanushöhe während der ganzen Dauer der Reizung bis auf die Anfangszacke ungefähr gleich hoch, und erst wenn die Tetani schon ganz niedrig geworden sind, schliesst sich an die immer stärker hervortretende Anfangszacke ein sanftes continuirliches Absinken an. Endlich, vor der völligen Lähmung, wird die dauernde Tetanushöhe ganz unbedeutend, und es bleibt nur die Zacke zu Beginn der Reizung als Anfangstetanus übrig (vgl. Fig. 12 *a, b* im nächsten Abschnitt).

Geht man von diesen niederen zu höheren Reizfrequenzen über, so ändert sich, wie schon in der ersten Abhandlung beschrieben wurde (vgl. dort die Figg. 9 und 11) zu gleicher Zeit mit der Abnahme der Tetanushöhe auch die Form der maximalen Tetani, die bei einigermaassen stärkerer Vergiftung nach dem ersten Anstieg ausserordentlich steil absinken. Verfolgen wir die allmähliche Umwandlung der Tetanusform bei einer genügend hohen Reizfrequenz und bei verschiedenen Reizstärken genauer, so sehen wir, dass diese Aenderung der Tetanusform lange Zeit nur auf die stärksten Reizungen beschränkt bleibt. Die submaximalen Tetani verhalten sich während dieser Zeit ganz auffällig ähnlich den submaximalen Tetanis der niederen Reizfrequenzen. Sie steigen demnach während der ganzen Dauer der Reizung noch gleichmässig an, während die maximalen Tetani schon ein Absinken zeigen (Fig. 3 *b*); sie bleiben — bis auf die kleine, besonders bei den schwächsten Reizungen deutliche Anfangszacke — continuirlich gleich hoch, während die Curven der maximalen Reizungen sich schon beinahe ganz in Anfangstetani umgewandelt haben (Fig. 3 *d*). Erst später beginnt auch bei ihnen ein sanftes Absinken während der ganzen Dauer der Reizung sich einzustellen und zwar zuerst bei den stärkeren Reizungen, während die eben erwähnte Anfangszacke immer mehr hervortritt (Fig. 3 *e* und *f*). Wenn schliesslich der während der Reizung bestehen bleibende Tetanus sehr niedrig geworden ist, so bleibt von der ganzen Curve nur noch die Anfangszacke übrig (Fig 3 *g* und 12 *c* im nächsten Abschnitt), und es besteht auch bei diesen Reizfrequenzen kein Unterschied mehr zwischen der Tetanusform bei submaximaler und maximaler Reizung. Vor der vollständigen Lähmung geben somit Reizungen jeder Frequenz und Stärke bloss noch Anfangstetani, die mit zunehmender Reizstärke bis zu einem bestimmten, je nach der Reizfrequenz verschiedenen Maximum anwachsen (vgl. den nächsten Abschnitt dieser Abhandlung).

Beim **Frosch** verhalten sich die Tetani niederer Reizfrequenzen (bis zu etwa 40 Reizen in der Secunde) im Allgemeinen ähnlich, wie die Tetani niederer Reizfrequenzen beim Kaninchen, und die Tetani bis zu ungefähr 100 Reizen in der Secunde (mittlere Reizfrequenzen) ähnlich wie die Tetani hoher Reizfrequenzen beim Kaninchen. Die Reizfrequenzen mit ungefähr analogem Tetanusverlauf liegen also für den Frosch etwas niedriger als für das Kaninchen. Die Analogie bezieht sich in der Hauptsache darauf, dass bei niederen Reizfrequenzen auch beim Frosch die Tetani schwacher und starker Reizungen in jedem Vergiftungsgrade eine sehr ähnliche Form bewahren, jedenfalls ausser in ihrer Höhe nicht

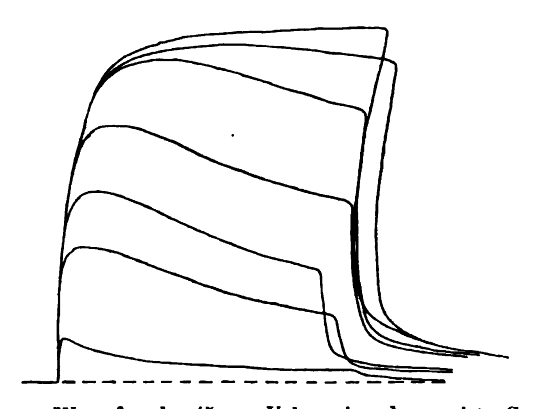


Fig. 4. R. fusca, Warmfrosch, 45 g. Ueber einander copirte Curven des blutdurchströmten, indirect mit stark übermaximalen Inductionsströmen gereizten M. gastrocnemius bei fortschreitender Curarinvergiftung. Dauer der Tetani 5″. Reizfrequenz 30 in der Secunde. Schwelle bei 30 cm R.-A. Reizung stets mit 18 cm R.-A. Im Ganzen injicirt 0,0026 mg Curarin.

erheblich von einander verschieden sind; dass dagegen bei mittleren Reizfrequenzen in einem gewissen Vergiftungsstadium starke (übermaximale) Reizungen steil absinkende Anfangstetani geben, während durch entsprechend schwächere Reizungen noch fast continuirlich gleich hohe Curven zu erzielen sind. Im Einzelnen gibt es hier freilich gewisse Unterschiede. So neigen beim Frosch auch schon die Tetani niederer Reizfrequenzen — und ebenso die Tetani schwacher Reizungen bei mittleren Reizfrequenzen — vielmehr zum Absinken, als die entsprechenden Tetani beim Kaninchen. Das sieht man insbesondere bei der Curarinvergiftung, z. B. sehr deutlich in Fig. 4, in welcher ich als Nachtrag zur ersten Abhandlung Tetani übermaximaler Reizungen bei 30 Reizen in der Secunde und fort-

schreitender Curarinvergiftung über einander copirt habe. Hier beginnt das Absinken der Curven schon zu einer Zeit, wo ihre Höhe kaum abgenommen hat. Die Tetani starker und schwacher Reizungen verhalten sich dabei ungefähr gleich, wie ein Blick auf Fig. 5 lehrt, in welcher Tetani verschieden starker Reizungen aus einem vorgeschritteneren Vergiftungsstadium über einander copirt sind. Im Endstadium der Vergiftung vor der völligen Lähmung geben auch diese Reizfrequenzen einen Anfangstetanus (vgl. Fig. 11 *a* im folgenden Abschnitt), d. h. es sinkt die Tetanuscurve nach einem kleinen Buckel zu Beginn der Reizung auf eine ganz unbedeutende Höhe herab, die sich von der nachfolgenden Contractur gar nicht mehr abhebt.

Zu dem Verhalten der Tetani mittlerer Reizfrequenzen bringe ich keine lange Reihe von Curvenbeispielen, sondern verweise auf

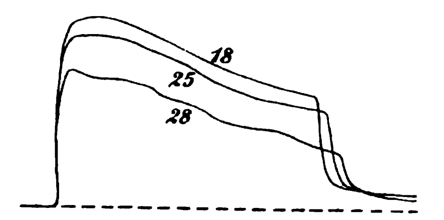


Fig. 5. Derselbe Versuch, wie in Fig. 4. Variirung der Reizstärke bei 30 Reizen in der Secunde. Dauer der Tetani 5″. Schwelle bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an. Die Curven wurden erhalten nach Injection von 0,0018 mg Curarin. Auffällig war bei diesem Versuch, dass das anfangs, wie gewöhnlich, kleine Intervall zwischen Schwellen- und maximalen Reizen grösser wurde, so dass es schliesslich in den Curven der Figur denselben Betrag erreichte wie beim Kaninchen.

Fig. 10 b und auf Fig. 19 (im letzten Abschnitt dieser Abhandlung), in welchen einzelne, für diese Reizfrequenz besonders charakteristische Phasen abgebildet sind (man vgl. hierzu auch die Curven vom unvergifteten Frosch, Fig. 1 *b*). Die Beschreibung des Tetanusverlaufs bei mittleren Reizfrequenzen kann zusammen erfolgen mit der Beschreibung des Verhaltens der Tetani hoher Reizfrequenzen (je nach der Beschaffenheit des Versuchsthieres mehr oder weniger weit über 100 Reizen in der Secunde), welche bis auf einen Punkt fast genau übereinstimmen. Dieser Punkt, um dessenwillen ich überhaupt bloss „mittlere" und „hohe" Reizfrequenzen von einander scheide, ist die Abnahme der Tetanushöhe bei Verstärkung der Reizung über den eben maximalen Betrag hinaus. Man kann diese

Erscheinung schon am unvergifteten Thiere beobachten, sie bleibt aber auch noch sehr auffällig bei zunehmender Curarin- oder Aethervergiftung, und es ergeben sich daraus, wenn man die Curven zum Vergleich über einander copirt, Bilder, von welchen die Reihe der Fig. 6 *a—d* ein Beispiel bietet.

Wir besprechen zunächst die für mittlere und hohe Reizfrequenzen gemeinsame Veränderung der Tetanus**form** bei zunehmender Vergiftung. Der Anfang der Vergiftung äussert sich zu allererst (man vergleiche die Fig. 6 *b* mit Fig. 6 *a* vom unvergifteten

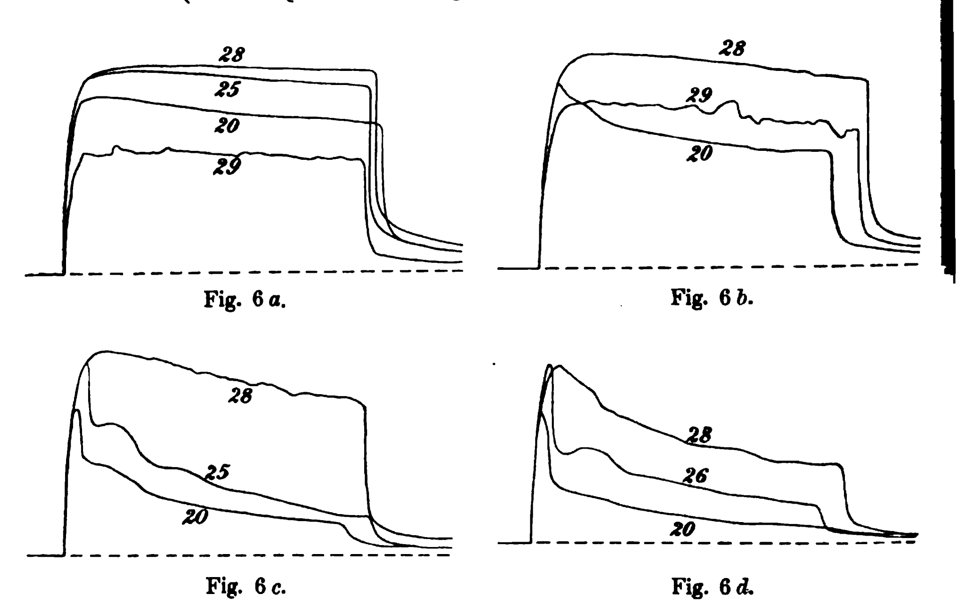


Fig. 6 *a*. Fig. 6 *b*. Fig. 6 *c*. Fig. 6 *d*.

Fig. 6 *a—d*. Rana fusca, Warmfrosch, 52 g schwer. Indirecte Reizung des blutdurchströmten M. gastrocnemius mit Inductionsströmen verschiedener Stärke **bei fortschreitender Curarinvergiftung**. **Reizfrequenz 180 in der Secunde**. Dauer der Tetani 5″. Schwelle bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an. Fig. *a* Vergleichscurven vom unvergifteten Thier. Darauf Injection von insgesammt 0,003 mg Curarin, das in 1½ ccm physiologischer Kochsalzlösung in den Rückenlymphsack injicirt wurde. Wegen der langsamen (und bei der grossen Flüssigkeitsmenge wahrscheinlich auch unvollständigen) Resorption des Giftes liessen sich die auf einander folgenden Vergiftungsstadien besonders leicht studiren.

Thiere) bei den stärksten übermaximalen Reizungen in einem steileren Absinken des Tetanus, während die Tetanusform der eben maximalen und der submaximalen Reizungen noch fast unverändert ist. Je weiter die Vergiftung fortschreitet, um so steiler wird das Absinken der Tetani der stärksten Reizungen, und um so mehr greift es von den stärksten Reizungen auch auf die etwas schwächeren

über. Es kommt dann zu einem Stadium, in welchem die übermaximalen Reizungen fast nur noch Anfangstetani hervorrufen (Fig. 6 *c*), während die eben maximalen Reizungen noch hohe, allerdings auch schon sanft abfallende Tetani geben. Diesen ähnlich, doch niedriger, verlaufen die Curven der submaximalen Reizungen (vgl. Fig. 19 auf S. 526), soweit letztere in diesem Stadium überhaupt noch einigermaassen regelmässige Curven liefern, was sehr selten und wohl nur bei Reizung mit der elektrischen Sirene bis zu einem gewissen Grade zu erwarten ist. Bei noch stärkeren Vergiftungsgraden sinken dann auch die Tetani der eben maximalen Reizungen immer mehr und mehr ab (Fig. 6 *d*) und verwandeln sich schliesslich ebenfalls in Anfangstetani.

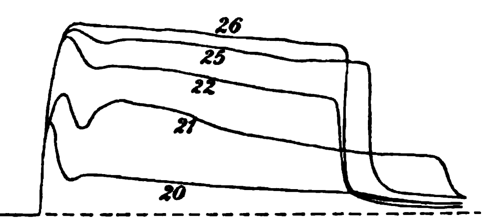


Fig. 7. R. fusca, Warmfrosch. Indirecte Reizung des blutdurchströmten M. gastrocnemius mit Inductionsströmen verschiedener Stärke während der Erholung aus tiefer Aethernarkose. 260 Reize in der Secunde. Dauer der Tetani 5″. Schwelle bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an. Die erste Reizung war die mit 26 cm R.-A., dann folgten die Reizungen mit abnehmender Reizstärke von 20—25 cm R.-A.

Das interessanteste Stadium der Giftwirkung ist jedenfalls das, in welchem die eben maximalen Reizungen noch einen hohen continuirlichen Tetanus geben, während die stärkeren Reize bloss einen Anfangstetanus hervorrufen. Wenn man versucht, durch allmähliche Steigerung der Reizstärke die Uebergänge zwischen den beiden Tetanusformen darzustellen, so erhält man etwa das in Fig. 7 wiedergegebene Bild. Dasselbe Bild würde man ungefähr auch bekommen, wenn man bei einer und derselben Reizstärke von seltenen zu immer frequenteren Reizungen übergehen würde. Man vergleiche dazu etwa die Tetani von 60—150 Reizen in der Secunde, die in Fig. 10 *a* und *b* meiner ersten Abhandlung S. 205 wiedergegeben sind. Besonders interessant ist, dass bei mittleren Reizstärken ebenso wie bei mittleren Reizfrequenzen das (auch in Fig. 6 *c*, *d* angedeutete) „secundäre Ansteigen“ sehr schön ausgebildet sein kann, während es bei sehr starken Reizen (ähnlich wie bei sehr hohen Reizfrequenzen) wieder mehr zurücktritt.

Was nun die Höhe der Tetani betrifft, so wurde schon bemerkt, dass bei hohen Reizfrequenzen die Tetani der übermaximalen Reizungen auch während der Curarinvergiftung noch lange Zeit niedriger bleiben, als die Tetani der eben maximalen Reizungen. Dies Verhalten ist im Allgemeinen (abgesehen von dem starken Einfluss der Individualität des Versuchsthieres) um so deutlicher ausgesprochen, je höher die Reizfrequenz. Es kündigt sich aber auch bei den mittleren Reizfrequenzen schon darin an, dass die Anfangstetani der übermaximalen Reizungen sich nicht merklich (oder höchstens ganz wenig) über die Höhe der continuirlichen Tetani eben maximaler Reize erheben (vgl. Fig. 10 *b* und 19), während dies beim Kaninchen fast durchwegs in ganz ausgesprochener Weise der Fall ist (siehe Fig. 3)[1]).

Das eben angegebene Grössenverhältniss der Tetani hoher Reizfrequenzen beginnt sich aber zu ändern, sobald auch die Tetani der eben maximalen Reizungen sich in Anfangstetani umwandeln. Es nehmen nämlich dann die Anfangstetani der schwächeren Reizstärken rapide an Höhe ab, während die von vornherein niedrigeren Tetani der starken Reizungen dies in viel geringerem Grade thun, so dass schliesslich beide ungefähr dieselbe Höhe besitzen. Ich habe in Fig. 8 aus einer Reihe aufeinander folgender, immer tieferer Vergiftungsstadien, die sich etwa an das durch Fig. 6 *d* charakterisirte anschliessen würden, je einen Tetanus von eben maximaler und übermaximaler Reizstärke über einander copirt, und man übersieht nun auf einmal, wie sich nach und nach die Tetani der eben maximalen Reizung ganz und gar in Anfangstetani verwandeln und dabei auch in ihrer Höhe den Tetanis der stärkeren Reizungen immer ähnlicher werden. Die submaximalen Reize geben in diesem Stadium der Giftwirkung ebenfalls bloss noch Anfangstetani, die aber entsprechend niedriger sind als die der maximalen Reizungen.

Das Endresultat der Vergiftung vor dem Eintreten völliger Lähmung ist demnach bei Frosch und Kaninchen und bei jeder

---

1) In zwei Fällen habe ich allerdings beim Kaninchen in tiefer Aethernarkose, bei hohen Reizfrequenzen und sehr starken Strömen etwas Aehnliches beobachtet. Den markantesten dieser Fälle habe ich absichtlich in Fig. 9 *d* mit abgebildet. Ich schliesse daraus, dass die Verschiedenheiten im Verhalten der beiden Versuchsthiere keine principiellen sind, sondern dass das in Rede stehende Phänomen durch irgend welche Nebenumstände (wahrscheinlich eine leichtere Ermüdbarkeit des Muskels) bedingt ist.

Reizfrequenz und Reizstärke das gleiche: es kommt zum Anfangstetanus, der mit wachsender Reizstärke bis zu einer (für verschiedene Reizfrequenzen verschiedenen, s. später) maximalen Höhe zunimmt und bei weiterer Verstärkung der Reizung unverändert bleibt. Ich befinde mich dabei in einem gewissen Gegensatze zu Wedensky, welcher bei dem oben S. 487 citirten Curareversuch angibt, dass die Anfangstetani besser durch Ströme mässiger Stärke hervorzurufen sind, als durch starke Ströme. Doch ist aus dem Zusatz, dass die Anfangstetani im letzteren Falle niedriger und von kürzerer Dauer sind als im ersteren, zu schliessen, dass Wedensky sich hierbei auf ein etwas früheres Stadium der Giftwirkung bezieht, wo ein

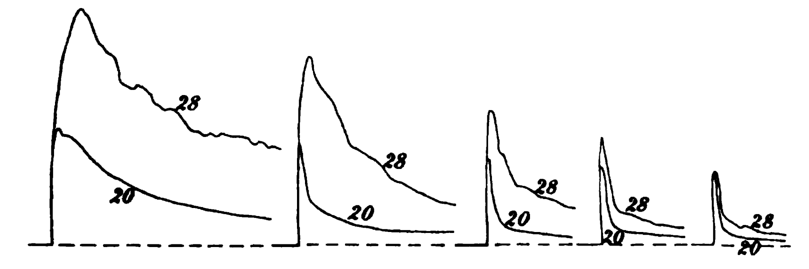


Fig. 8. R. fusca, Warmfrosch. Indirecte Reizung des blutdurchströmten M. gastrocnemius mit Inductionsströmen verschiedener Stärke in fortschreitender, sehr tiefer Curarinvergiftung. 260 Reize in der Secunde. 8fache Schreibhebelvergrösserung. Reizschwelle stets bei 30 cm R.-A. Reizungen mit 28 und 20 cm R.-A.

solcher Unterschied in der Höhe und Dauer des Tetanus thatsächlich noch besteht. Die Reizschwelle steigt zwar in diesen letzten Vergiftungsstadien vor der völligen Lähmung beträchtlich an, ein Stadium aber, in welchem schwächere Reize noch wirksam wären, während stärkere unter den gleichen Bedingungen keinen Tetanus mehr auslösten, existirt nicht. Wenn man freilich die Versuche so anstellt, dass man mit schwächeren Reizen beginnend, sprungweise zu immer stärkeren fortschreitet, so kann es vorkommen, dass man bei den ersteren noch ein oder zwei Mal Anfangstetani bekommt, gleich darauf aber auch bei den stärksten Reizungen keinen Erfolg mehr sieht. Wartet man jedoch einige Minuten ab und reizt man dann von vorne herein mit jenen starken Strömen, welche vorhin keinen Effect mehr gaben, so bekommt man wiederum bei der allerersten Reizung einen Anfangstetanus und bei Wiederholung der Reizung keinen Erfolg. Man sieht sofort, dass die scheinbare Unerregbarkeit des Präparates gegen stärkere Ströme in solchen Versuchen auf der

Nachwirkung der vorhergehenden erfolgreichen Reizung beruht, wie dies schon oben S. 497 bei Besprechung der Verschiebungen der Reizschwelle erwähnt wurde. In diesen tiefen Vergiftungsstadien ist, kurz gesagt, die Ermüdbarkeit des Präparates ausserordentlich gesteigert.

b) Variation der Reizstärke bei verschiedenen Reizfrequenzen während gleichbleibender Aether- oder Curarinvergiftung.

Wenn man sich einen halbwegs vollständigen Ueberblick über das Verhalten der Tetani verschiedener Reizfrequenzen und Reizstärken bei einem und demselben Vergiftungsgrade verschaffen will, so muss man doch mindestens bei drei verschiedenen Reizfrequenzen jedes Mal Reizungen mit etwa dreierlei verschiedenen Stromstärken ausführen. Soll dabei die Ermüdung möglichst vollständig ausgeschlossen sein, so muss man ferner zwischen die Reizungen längere Pausen (ungefähr 3 – 5 Minuten) einschalten. Eine solche vollständige Versuchsreihe dauert daher wenigstens $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde. Während so langer Zeit ist es nun überaus schwer, den Vergiftungsgrad ganz gleich zu halten[1]), ja auch die Ermüdung mischt sich trotz der Pausen später oft schon in merklicher Weise ein. Man wird daher an derartige Versuchsreihen, aus welchen die folgenden Curvenbeispiele (Fig. 9 und 10) entnommen sind, keinen allzu strengen Maassstab in Bezug auf die Gleichartigkeit des Reizerfolges anlegen dürfen. Es kann sich hier vielmehr bloss darum handeln, die ungefähr in das gleiche Vergiftungsstadium fallenden Tetanusgruppen der verschiedenen Reizfrequenzen zusammenzustellen. Gibt man aber die strenge Forderung vollständiger Gleichheit der Versuchsbedingungen einmal auf, so kann man die Experimente auch etwas weiter ausdehnen. Ich benütze daher diese Gelegenheit, um einige Uebergangsformen des Tetanus vorzulegen, welche zeigen sollen, dass die Eintheilung in niedrige, mittlere und hohe Reizfrequenzen, die wir im vorhergehenden Abschnitte zur Vereinfachung der Beschreibung machen mussten, selbstverständlich, wie immer schon hervorgehoben wurde, nur ein schematischer Nothbehelf war,

1) Am besten gelingt dies noch bei der Curarinvergiftung am Frosch, während beim Kaninchen das Curarin viel zu rasch wieder ausgeschieden wird.

während in Wirklichkeit die eine Tetanusform ohne scharfe Grenze in die anderen übergeht.

Wir haben schon bei den Versuchen der ersten Abhandlung gesehen, dass die Anfangstetani bei um so niedrigeren Reizfrequenzen auftreten, je tiefer die Aethernarkose oder Curarinvergiftung wird.

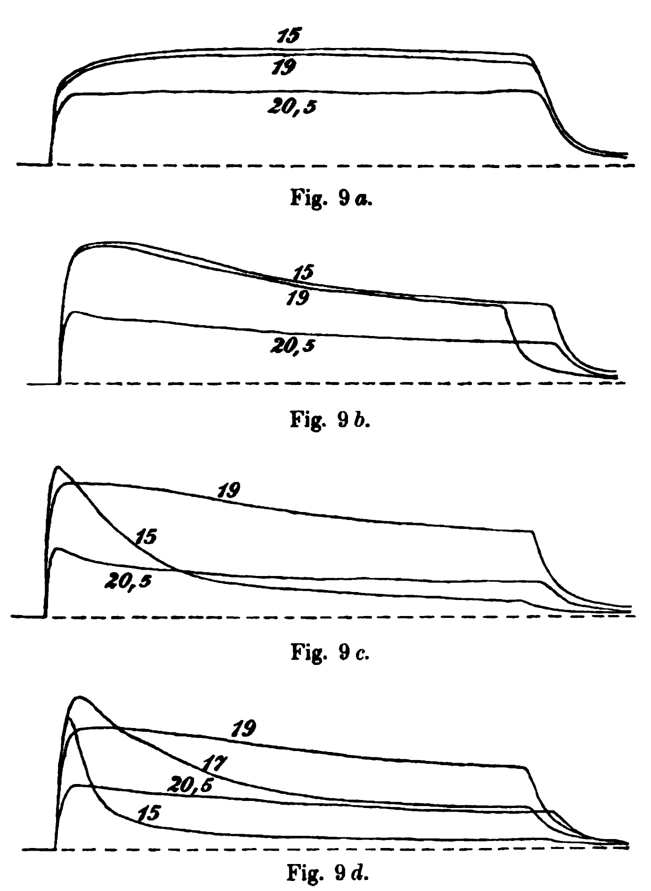


Fig. 9 *a*.

Fig. 9 *b*.

Fig. 9 *c*.

Fig. 9 *d*.

Fig. 9 *a—d*. Kaninchen in sehr tiefer, gleichmässiger Aethernarkose (sehr bald nach Aufnahme der Curven erfolgt Athemstillstand). Ueber einander copirte Tetanuscurven bei indirecter Reizung des M. gastrocnemius mit Inductionsströmen verschiedener Stärke und Frequenz. Reizfrequenz in Fig. *a* 35, in Fig. *b* 60, in Fig. *c* 115, in Fig. *d* 175 in der Secunde. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an. Reizschwelle stets bei 22 cm R.-A. Dauer der Tetani 5″.

Nun wissen wir ferner aus dem vorhergehenden Abschnitt dieser Abhandlung, dass im Allgemeinen die Tetani schwächerer Reizungen sich langsamer verändern als die Tetani der starken Reizungen.

Wir werden daher bei oberflächlicher Aethernarkose oder schwacher Curarinvergiftung zunächst bloss eine Veränderung der Tetani übermaximaler Reizungen bei den höchsten Reizfrequenzen erwarten. In etwas tieferer Aethernarkose oder Curarinvergiftung werden sich diese Curven allmählich in Anfangstetani verwandeln, und dann erst wird auch bei den schwachen Reizungen höherer und bei den niedrigen Reizfrequenzen ein Absinken des Tetanus auftreten — beim Frosch früher und stärker als beim Kaninchen.

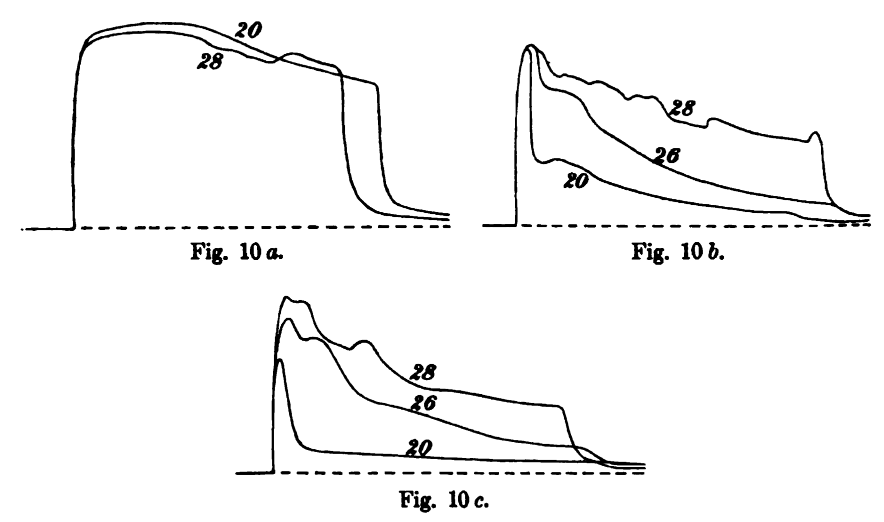


Fig. 10 *a*. Fig. 10 *b*.

Fig. 10 *c*.

Fig. 10 *a—c*. R. fusca, Warmfrosch. Gleichmässige, schwache Aethernarkose. Indirecte Reizung des blutdurchströmten M. gastrocnemius mit Inductionsströmen verschiedener Stärke und Frequenz. Reizfrequenz in Fig. *a* 30, in Fig. *b* 60, in Fig. *c* 120 in der Secunde. Reizschwelle stets bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den einzelnen Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an. Dauer der Tetani 5″.

Es wird genügen, an zwei Beispielen, einem vom Kaninchen und einem vom Frosch, jenes charakteristische Stadium zu illustriren, in welchem die übermaximalen Tetani hoher Reizfrequenzen sich bereits in Anfangstetani umgewandelt haben, während die Tetani niedrigster Reizfrequenzen noch beinahe die normale Form besitzen. Ich wähle diesmal Curven von Aetherversuchen, die sich, wie man sieht, nur beim Kaninchen von den im vorigen Abschnitt gebrachten Curven der Curarinversuche und auch bloss darin unterscheiden, dass die Anfangserhebung zu Beginn der submaximalen Reizungen in der Aethernarkose etwas gedehnter ist, als die entsprechende Zacke bei der Curarinvergiftung. Nebenbei bemerkt,

dürften die abgebildeten Curven wohl auch so ziemlich den höchsten Grad von Veränderung zeigen, den man beim Kaninchen durch die Aethernarkose ohne Zuhülfenahme der künstlichen Athmung überhaupt erzielen kann. Beim Curarin kann man weiter gehen, auch ohne die künstliche Athmung einleiten zu müssen. Für den Frosch stellt das gegebene Beispiel gewissermaassen einen Durchschnittsversuch dar, wie man ihn bei leichter Aethernarkose oder mässiger Curarinvergiftung am ehesten bekommt.

Macht man (beim Frosch) die Aethernarkose tiefer als in dem wiedergegebenen Versuch, oder vergiftet man die Versuchsthiere noch stärker mit Curarin, so verwandeln sich weiterhin auch die sub-

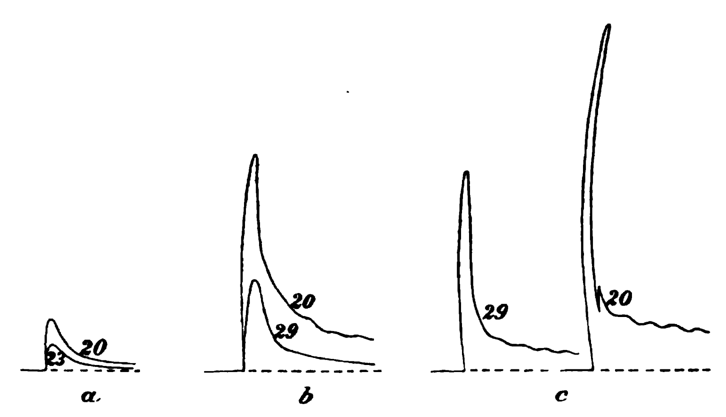


Fig. 11 *a*—*c*. R. fusca, Warmfrosch, 46 g schwer. Starke Curarinvergiftung (0,005 mg Curarin). Letzte Tetani vor Beginn der Lähmung bei indirecter Reizung des blutdurchströmten M. gastrocnemius mit Inductionsströmen verschiedener Stärke und Frequenz. 15 fache Schreibhebelvergrösserung. Reizfrequenz in Fig. *a* 20, in Fig. *b* 40, in Fig. *c* 180 in der Secunde. Die Reizschwelle war in Fig. *a* auch bei vollständiger Ausschaltung des Graphitrheostaten im secundären Kreis (vgl. die Bemerkungen über die Versuchstechnik S. 496 ff.) nur noch auf 24 cm R.-A. zu heben, während sie bei den höheren Reizfrequenzen mit dem Graphitrheostaten noch auf 30 cm R.-A. zu halten war. Die Zahlen an den einzelnen Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an.

maximalen Tetani der hohen Reizfrequenzen, zuletzt auch die Tetani der niedrigsten Reizfrequenzen, gleichviel welcher Stromstärke, in der oben schon angegebenen Weise in Anfangstetani. Vergleicht man nunmehr die Anfangstetani verschiedener Reizfrequenzen mit einander, so zeigen sie einen bemerkenswerten Unterschied, auf dessen ersten Anfang schon gelegentlich der Frequenzversuche (erste Abhandlung S. 209 ff.) hingewiesen wurde. Es nimmt nämlich die Tetanushöhe niederer Reizfrequenzen in tieferen Vergiftungsgraden

sehr stark ab, während sie bei den höheren Frequenzen sich verhältnissmässig weniger verändert. In Fig. 14 *a*—*d* bei den Frequenzversuchen war aber nur der Beginn dieser Aenderung wiedergegeben. Bei grösseren Curarindosen, welche nun schon die Bewegungsfähigkeit des Thieres stark schwächen (bei Kaninchen wandte ich zur Vorsicht künstliche Athmung an, obgleich die spontanen Athembewegungen noch ganz schwach fortbestanden), wird die Erscheinung immer ausgesprochener (siehe Fig. 11 vom Frosch, Fig. 12 vom Kaninchen).

Tetanisirung mit ca. 20 Reizen in der Secunde gibt dann nur noch unbedeutende, Tetanisirung mit 180—260 Reizen in der Secunde dagegen noch recht beträchtliche Anfangserhebungen [1]). Dabei nimmt die Höhe der Anfangstetani bei allen Reizfrequenzen

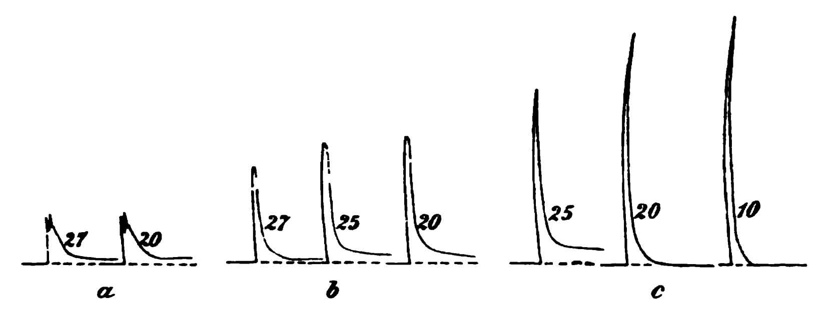


Fig. 12*a*—*c*. Kaninchen, 3300 g schwer. Starke Curarinvergiftung (1,6 mg Curarin im Laufe von 2 Stunden). Letzte Tetani vor Beginn der Lähmung bei indirecter Reizung des M. gastrocnemius mit Inductionsströmen verschiedener Stärke und Frequenz. Reizfrequenz in Fig. *a* 20 in der Secunde (unvollkommener Tetanus), in Fig. *b* 60, in Fig. *c* 180 in der Secunde. Reizschwelle stets bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an.

mit steigender Reizstärke bis zu einem Maximum zu, und es kommt — im Gegensatz zu früheren Vergiftungsstadien — bei weiterer Verstärkung des Reizes zu keiner Abnahme der Tetanushöhe. Zu gleicher Zeit steigt die Reizschwelle für die niedrigen Reizfrequenzen ziemlich rasch an, während sie bei den hohen Reizfrequenzen sich verhältnissmässig weniger ändert. Die Folge davon ist, dass der Verlust der indirecten Erregbarkeit bei der Curarinvergiftung sich zuerst bei den niedrigsten Reizfrequenzen einstellt,

1) Man beachte, dass die Vergrösserung bei den Curven der Figur 11 eine 15 fache ist, während die Curven der meisten anderen Figuren nur mit 4 oder 8 facher Vergrösserung verzeichnet sind.

nachdem vorher schon, wie Böhm zuerst (1894) gefunden hat, Einzelreizungen unwirksam geworden sind. Vor Eintritt der völligen Lähmung verschwinden also die Reizerfolge der niedrigen Reizfrequenzen auch bei den stärksten Strömen vollkommen, während höhere Reizfrequenzen bei erheblich geringeren Stromstärken noch ansehnliche Anfangstetani geben. Dies lässt sich unter Einhaltung der im vorigen Abschnitt erwähnten Vorsichtsmaassregeln am besten beim Frosch beobachten. Weniger deutlich ist es am Kaninchen, doch habe ich an diesem Thiere noch zu wenig Versuche über diesen Punkt gemacht.

Wenn man einen Frosch so stark mit Curarin vergiftet, dass die willkürliche Bewegungsfähigkeit der Extremitätenmuskulatur eben verschwunden ist, so ist nach den Beobachtungen von Tillie (1890, S. 3) die Kehlathmung noch erhalten und zeigt auf Hautreize noch deutliche reflectorische Beeinflussung (Beschleunigung derselben, bezw. in einem noch tieferen Vergiftungsstadium, in welchem keine spontanen Athembewegungen mehr vorhanden sind, vorübergehendes Auftreten von schwacher Kehlathmung auf Hautreize hin). Ich habe nun einige Male beobachtet, dass zu dieser Zeit auch die indirecte Erregbarkeit der Muskulatur der hinteren Extremität für niedrige Reizfrequenzen (unter 20 Reizen in der Secunde) ganz erloschen ist. Selbst bei über einander geschobenen Rollen eines Inductoriums von 10460 Windungen der secundären Spirale (Eisenkern in der primären Spirale, 2 Grove und Bernstein's Unterbrecher im primären Kreis) erfolgte keine Contraction. Bei 40 Reizen in der Secunde dagegen trat z. B. in einem Falle bei sehr starken Reizungen (5 cm R.-A.) noch ein niedriger Anfangstetanus auf, 260 Reize in der Secunde erzeugten sogar einen recht hohen Anfangstetanus bei viel geringerem Rollenabstand (20 cm). Bei der unmittelbar darauf folgenden Tödtung des Thieres rief weder die Zerstörung des Rückenmarkes noch die Durchschneidung des N. ischiadicus der Gegenseite irgend eine Muskelcontraction hervor.

Ganz Analoges habe ich in tiefster Aethernarkose beobachtet. Hier ist natürlich ein Vergleich zwischen der willkürlichen Bewegungsfähigkeit und dem Erfolg elektrischer Nervenreizung wegen der gleichzeitigen Vernichtung der Reflexerregbarkeit des Rückenmarkes nicht angebracht. Dagegen gaben auch in diesem Falle zu einer Zeit, zu welcher das Thier bewegungslos in tiefster Narkose lag und sogar das Herz schon ganz selten schlug, zu welcher ferner weder die Durchschneidung des N. ischiadicus, noch die stärksten Einzelinductionsschläge, noch niedrige Reizfrequenzen irgend einen Erfolg hatten, hohe Reizfrequenzen (180 Reize in der Secunde) noch ganz regelmässig einen — freilich nur kleinen — Anfangstetanus.

Ich habe den Vergleich zwischen künstlicher und natürlicher indirecter Muskelerregbarkeit vorläufig nicht weitergeführt, weil es recht schwierig ist, mit voller Sicherheit den Zeitpunkt des endgültigen Verlustes der Reflexerregbarkeit

zu bestimmen [1]. Nach dem, was ich bisher gesehen habe, scheint aber die natürliche Erregung am besten vergleichbar mit einer Reizung niedriger Frequenz, der Erfolg beider scheint zu gleicher Zeit zu verschwinden. Dieser Satz steht im Einklang mit der allgemeinen Annahme, dass bei der natürlichen Erregung dem Muskel eine sehr geringe Anzahl von Erregungswellen in der Zeiteinheit zufliessen; er widerspricht aber der von Wedensky (1891) aus einer später zu erwähnenden Analogie gezogenen Folgerung, dass die natürlichen Erregungswellen sehr frequent seien und erst im Nervenorgan in eine geringere Anzahl von Wellen „transformirt“ würden. Es hätte also ein gewisses theoretisches Interesse, die Versuche fortzusetzen. Dass Hayashi und Muto in einer neuerdings (1902) veröffentlichten Untersuchung bei der Curarinvergiftung am Kaninchen die elektrische Erregbarkeit zu gleicher Zeit mit der willkürlichen Bewegungsfähigkeit schwinden und wiederkehren sahen, widerspricht meinem obigen Satze durchaus nicht. Denn die Autoren haben die Reizfrequenz überhaupt nicht variirt, sondern sie bedienten sich zu ihren Untersuchungen eines Du Bois'schen Inductoriums, dessen Hammer sicher, wie gewöhnlich, nur eine geringe Anzahl von Schwingungen in der Secunde ausgeführt hat. Dann aber ist ihr Resultat wohl begreiflich. Uebrigens sind vielleicht auch die Unterschiede beim Kaninchen nicht so gross wie beim Frosch, so dass man sie erst bei genauerer Untersuchung herausfinden würde.

Eine ganze Anzahl von Autoren (Claude Bernard und M. Bert [citirt nach Vulpian], Vulpian [1870], Couty und de Lacerda [1880], J. Donath und H. Lukács [1900]), die allerdings meist an Hunden experimentirten, haben wiederum angegeben, dass die indirecte elektrische Muskelerregbarkeit bei der Curarevergiftung unmittelbar nach völliger Aufhebung der willkürlichen Bewegungen noch eine Zeit lang erhalten ist. Freilich fehlen, soweit es sich um die faradische Erregbarkeit handelt, überall Angaben über die Reizfrequenz, und es ist nicht undenkbar, dass der Gegensatz zwischen den Angaben der genannten Autoren und denen von Hayashi und Muto nur durch die Verschiedenheit der Reizfrequenz vorgetäuscht wird.

Während sich die im klein Gedruckten vorläufig mitgetheilten Befunde, wenn sie sich bei fortgesetzten Versuchen bestätigen sollten, sehr wohl mit dem bisher Bekannten in Uebereinstimmung bringen liessen, ist es etwas Anderes mit der sichergestellten merkwürdigen Thatsache, dass relativ schwache frequente Reize noch zu einer Zeit Muskelerregungen auslösen, zu welcher selbst stärkste Einzelreize ganz unwirksam sind. Wenn wir nach Analogien dazu suchen, so finden wir nur jene Erscheinung am Centralnervensystem, die wir als „Summation unterschwelliger Reize“ bezeichnen. Da nach von

1) Eine besondere Schwierigkeit solcher Vergleiche besteht auch noch darin, dass die Lähmung die verschiedenen Muskelgruppen zu verschiedener Zeit ergreift (vgl. Bidder, 1868; R. Böhm, 1894).

Kries und Sewall (1881) auch am normalen Nervmuskelpräparate bei directer und indirecter Reizung des Muskels zwei in sehr kurzem Intervall auf einander folgende Reize, von denen der eine für sich allein unwirksam ist, sich summiren können, so würde ich mich nicht scheuen, auch im vorliegenden Falle von einer Summation zu sprechen, wenn sich auch am Centralnervensystem eine ähnliche Abhängigkeit der Summationserscheinungen von der Reizfrequenz nachweisen liesse, wie wir sie eben besprochen haben. Das scheint aber nicht der Fall zu sein. Wenigstens gibt Ward (1880) an, dass die Summation der Erregungen im Centralnervensystem nur von der Zahl der peripheren Einzelreize abhängt, von der Grösse des Reizintervalls dagegen innerhalb weiter Grenzen (von 0,05—0,4″) unabhängig ist. Es lässt sich daher vorläufig noch nicht bestimmt sagen, ob die eben angedeutete Analogisirung berechtigt ist.

3. Versuche am ermüdenden Nervmuskelpräparate.

Um den Vergleich der Tetanusformen bei fortschreitender Ermüdung mit denen bei Curarin- und Aethervergiftung zu ermöglichen, verfuhr ich bei den Ermüdungsversuchen mit Wechsel der Reizstärke ähnlich, wie ich es schon bei den entsprechenden Versuchen mit Frequenzwechsel in der vorigen Abhandlung beschrieben habe. Ich reizte also den Nerven des Präparates kurze Zeit hindurch (gewöhnlich 5 Secunden lang) abwechselnd mit starken und schwachen Strömen einer und derselben Frequenz und schaltete zwischen die einzelnen Reizungen 5 Secunden lange Pausen ein. Das Nervmuskelpräparat [1]) wurde dabei entweder behufs Erhaltung der Circulation im Thier belassen oder aber herausgeschnitten und in einer feuchten Kammer aufgehängt.

Systematisch sind derartige Versuchsreihen, so viel ich sehen kann, bisher noch nicht ausgeführt worden. Bei Wedensky (1886) finde ich bloss in Curve 9 und 15 je ein kurzes Stückchen einer solchen Reihe, eines vom frischen und eines vom ermüdeten Präparate. Uebrigens gewähren solche „Ermüdungsreihen mit Tetanis“

1) Diese Versuche wurden bloss am Frosch ausgeführt. Beim Kaninchen dauert es zu lange, ehe man einigermaassen deutliche Veränderungen bekommt, und ich habe desshalb von Versuchen an diesem Thiere vorläufig abgesehen.

Fig. 13. R. fusca, Warmfrosch. Indirecte Reizung des ausgeschnittenen schon stark ermüdeten Nervmuskelpräparates (es hatte vorher die Curvenreihe der folgenden Fig. 14 geliefert) nach längerer Erholung. Reizfrequenz 30 in der Secunde. Schwelle bei 30 cm R-A. Reizung abwechselnd mit 28, 25 und 18 cm R.-A. (erster Tetanus mit 28, zweiter mit 25, dritter mit 18, vierter mit 28 u. s. f.). Zeitmarkirung in Secunden. Reizdauer stets 5" (von einer höheren Erhebung des Zeitmarkirers bis zur anderen).

verschiedener Reizstärken natürlich bloss eine ungefähre Uebersicht über den Verlauf der Ermüdung. Von einer genauen Untersuchung etwa eines bestimmten Ermüdungsstadiums mit verschiedenen Reizstärken kann dabei im Allgemeinen nicht die Rede sein. Manchmal allerdings ändert sich der Zustand des Präparates während einiger Reizungen nicht wesentlich.

Grosse Schwierigkeiten bereitet die allmähliche Aenderung der Reizschwelle im Laufe einer längeren Ermüdungsreihe. Wenn man daher sicher sein will, dass die Reizströme noch ihren früheren physiologischen Reizwerth besitzen, so muss man von Zeit zu Zeit den Versuch abbrechen, die Schwelle von Neuem bestimmen, und dann erst den Versuch wieder fortsetzen. Wegen dieser Veränderungen der Reizschwelle habe ich auch die Ermüdungsreihen nie ganz bis zu Ende verfolgt, sondern mich damit begnügt, so weit zu gehen, bis deutliche Aenderungen (Wedensky's „Optimum" und „Pessimum") auftraten. Am Allerunsichersten sind die Versuche am in situ belassenen Präparate, weil hier wegen des Fehlens der feuchten Kammer noch die Eintrocknung des Nerven an der Luft hinzukommt. Ueberdies machen sich die individuellen Eigenthümlichkeiten jedes Thieres bei solchen Versuchen besonders bemerklich. Bei dieser Complicirtheit der Verhältnisse bleibt mir vorläufig nichts Anderes übrig, als über die am Häufigsten vorkommenden

Befunde zu berichten und die Erklärung mancher Einzelheiten weiteren Untersuchungen vorzubehalten.

Am einfachsten und gleichmässigsten fallen die Ermüdungsreihen bei sehr niedrigen Reizfrequenzen aus. Von den Frequenzversuchen her ist bekannt, dass bei übermaximaler Reizstärke am unermüdeten Präparate der Tetanus während der ganzen Dauer der Reizung schwach ansteigt, dass sich aber bei fortschreitender Ermüdung allmählich ein Curvengipfel ausbildet, nach dessen Ueberschreiten der Tetanus sanft absinkt. Variation der Reizstärke ändert an diesem Verhalten des Tetanus niedrigster Reizfrequenzen in keinem Ermüdungsstadium irgend etwas. Als Beispiel gebe ich in Fig. 19 nur eine ganz kurze Ermüdungsreihe von einem schon stark ermüdeten, ausgeschnittenen Präparate nach längerer Erholungspause. Wohl ist die Reizstärke bei den einzelnen Reizungen sehr verschieden (es folgen abwechselnd auf einander Reizungen mit 28, 25 und 18 cm R.-A. bei 30 cm Schwelle, also eben maximale und stark übermaximale Reizungen — die submaximalen fehlen), an den Curven merkt man aber keine Verschiedenheit. Sie sehen vielmehr so aus, als ob eine und dieselbe Reizung ständig wiederholt worden wäre.

Bei allen jenen mittleren Reizfrequenzen, bei welchen im Laufe der Ermüdung auf übermaximale Reizungen hin schon ein Anfangstetanus auftritt, finden sich dann auch zwischen den Tetanis starker und schwacher Reizungen jene Unterschiede, die Wedensky speciell als Optimum und Pessimum bezeichnet hat: d. h. starke Reizungen geben Anfangstetani, während entsprechend schwache Reizungen noch einen hohen, continuirlichen Tetanus geben. Ein Beispiel dafür bietet der Versuch Fig. 14*a* und *b*, in welchem bei 90 Reizen in der Secunde und 30 cm R.-A. Schwelle abwechselnd auf einander Reizungen mit 28, 25 und 18 cm R.-A. folgen. Bei den starken Reizungen sieht man in der schon bekannten Weise den allmählichen Uebergang zu Anfangstetanis, bei schwachen (eben maximalen) Reizungen ist das Absinken des Tetanus nach dem Gipfel auch in der Ermüdung nur unbedeutend. Wenn man die in Rede stehende Figur mit Fig. 18*a* und *b* der vorhergehenden Abhandlung vergleicht, so fällt sofort die grosse Aehnlichkeit der Curvenbilder auf: es ähneln die Curven der schwachen (eben maximalen) Reizungen bei hohen Reizfrequenzen ausserordentlich den Tetanuscurven der niedrigen Reizfrequenzen. Berücksichtigt man ausser der Form des Tetanus



Fig. 14 *a*.



Fig. 14 *b*.

Fig. 14 *a* und *b*. R. fusca, Warmfrosch. Indirecte Reizung des frischen, ausgeschnittenen M. gastrocnemius mit Inductionsströmen. Reizfrequenz 90 in der Secunde. Schwelle bei 30 cm R.-A. Abwechselnd Reizung mit 28, 25, 18 cm R.-A. (erster Tetanus mit 28, zweiter mit 25, dritter mit 18, vierter mit 28 u. s. f.). Zwischen Fig. *a* und *b* ist ein Tetanus von 25 cm R.-A. weggelassen worden, der ganz gleich aussieht wie der unmittelbar nachfolgende erste Tetanus der Fig. *b*, der mit 18 cm R.-A. erzeugt ist. Dann folgen wieder regelmässig Tetani von 28, 25 und 18 cm R.-A. Reizdauer stets 5″ (von einer hohen Erhebung des Secundenmarkirers bis zur anderen).

auch noch seine Höhe, so kann man ferner Folgendes feststellen: Die allerersten Tetani der verschiedenen Reizstärken (von eben maximalen bis zu stark übermaximalen) sind gleich hoch. Dann aber werden die vorher eben maximalen Tetani gleichmässig niedriger, während die Anfangserhebung der Tetani übermaximaler Reize anfangs weniger rasch, später aber viel rascher abnimmt als die Höhe der anfangs ebenmaximalen Tetani. Einige Zeit nach Beginn der Ermüdungsreihe erheben sich demnach die Tetani der starken Reizungen höher als die der schwächeren, dann aber kehrt sich das Verhältniss allmählich um, und es können die continuirlichen Tetani der schwächeren Reizungen sogar beträchtlich höher werden als die Anfangstetani der starken Reizungen. In Fig. 14 ist diese letztere Erscheinung sehr stark, die höhere Erhebung der Tetani starker Reizungen im vorhergehenden Stadium dagegen sehr wenig ausgesprochen. Dies Verhalten scheint beim Arbeiten am herausgeschnittenen Präparat etwas matter Thiere die Regel zu sein. In anderen Fällen (bei sehr kräftigen Thieren und besonders am blutdurchströmten Muskel) pflegt gerade das erste Ermüdungsstadium sehr lange anzuhalten und die Differenz in der Tetanushöhe der verschiedenen Reizstärken sehr deutlich zu sein. Bei jenen hohen Reizfrequenzen, bei welchen schon am frischen Präparat die Tetani stärkster Reizungen niedriger sind als die eben maximaler, fällt umgekehrt dieses erste Stadium der Ermüdungsreihe vollkommen weg, und es setzt sofort das zweite ein: Die Tetani starker Reizungen werden rasch ganz niedrig und die der schwachen nehmen nur ganz wenig an Höhe ab. Da ich in der ersten Abhandlung keine Ermüdungsreihe abgebildet habe, in welcher ganz hohe Reizfrequenzen mit vorgekommen wären, füge ich hier ein recht eclatantes Beispiel von einer ganz kurzen solchen Reihe bei 180 Reizen in der Secunde mit abwechselnd schwacher und starker Reizung ein (Fig. 15).

Gerade in diesen eben besprochenen Unterschieden im Verhalten der Tetanus**höhe** starker und schwacher Reizungen besteht nun ein gut Theil jener oben S. 516 erwähnten Ungleichmässigkeiten der Versuchsergebnisse bei verschiedenen Thieren. Ich konnte desshalb auch in den beigefügten Curven bloss einige besonders prägnante Beispiele von Ermüdungsreihen herausgreifen, während ich auf weitere Detaillirung noch so lange verzichten muss, bis an der Hand theoretischer Ueberlegungen eine Deutung der Erscheinungen möglich ist. Nur **ein** bisher ganz übergangener Punkt bedarf noch einer

besonderen Besprechung, nämlich das „zweite Optimum“ von Wedensky (1886, § 5). Verstärkt man (bei continuirlicher Reizung)



Fig. 15. R. fusca, Warmfrosch. Indirecte Reizung des frischen, ausgeschnittenen Nervmuskelpräparates mit Inductionsströmen. Reizfrequenz 180 in der Secunde. Reizschwelle bei 30 cm R.-A. Reizung abwechselnd mit 27,5 und 18 cm R.-A. (erster Tetanus mit 27,5 cm R.-A.).



Fig. 16. R. fusca, Warmfrosch, 1 Stunde vor der Präparation mit 0,0005 mg Curarin vergiftet. Indirecte Reizung des ausgeschnittenen schon stark ermüdeten Nervmuskelpräparates mit Inductionsströmen. Reizfrequenz 60 in der Secunde. Reizschwelle bei 30 cm R.-A. Die Zahlen an den Curven geben in Centimetern den R.-A. der Reizung an. Dauer der Reizung jedes Mal 5″ (von einer höheren Erhebung der Sekundenmarkirung bis zur anderen).

die Reizströme über das „Pessimum“ hinaus, so erhebt sich der Tetanus zuweilen von Neuem und sinkt erst bei weiterer Ver-

stärkung wieder ab. Dasselbe hatte auch schon vorher v. Kries bei seinen Eingangs citirten Versuchen gesehen. Ich habe bei den Ermüdungsreihen analoge Beobachtungen gemacht, allerdings ebenso wie Wedensky ganz selten, am schönsten in dem kurzen Bruchstück einer Ermüdungsreihe am ausgeschnittenen, sehr schwach mit Curarin vergifteten Präparat, das in Fig. 16 abgebildet ist.

Bezüglich der näheren Versuchsbedingungen geben die Erklärungen zur Figur weiteren Aufschluss. Bei schwachen (27 cm R.-A.) und ganz starken (20 cm R.-A.) Reizungen folgte auf den Anfangstetanus eine während der ganzen Reizdauer anhaltende Erhebung, bei mittleren Reizstärken (25 cm R.-A.) ist dagegen bloss ein Anfangstetanus vorhanden. Sehr bemerkenswerth erscheint mir, dass die tetanische Erhebung bei starken Strömen mehrmals noch eine geraume Zeit nach Schluss der Reizung bestehen blieb, um dann erst unter Hinterlassung einer merklichen Contractur abzufallen. Diese Nachdauer der Erregung über die Reizung hinaus ist sogar an dem beigefügten Curvenbeispiele zu erkennen, trotzdem in demselben die Reizdauer nicht markirt ist. Ich habe mich bemüht, stets genau 5″ lang (von einer hohen Erhebung des Zeitmarkirers bis zur anderen) zu reizen, und wenn auch natürlich dieser Zeitraum ohne mechanische Hülfsmittel nicht genau eingehalten werden kann, so könnten die Fehler sich höchstens auf Bruchtheile einer Secunde belaufen, die bei dem langsamen Gang der Trommel kaum merkbar wären. In der Figur aber sind die Unterschiede in der Dauer der Tetani von 20 und 27 cm R.-A. regelmässig ganz bedeutend, wie man besonders beim Vergleich des dritt- und viertletzten Tetanus erkennen kann. Dass die Erscheinung des „zweiten Optimums“ nicht etwa auf directe Muskelreizung durch Stromschleifen zurückzuführen ist, geht daraus hervor, dass nach Durchschneidung des Nerven und Wiederanlegen desselben an den Muskel jede Wirkung selbst viel stärkerer Nervenreizung aufgehoben war.

Wenn nun schon, wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, die Ermüdungsreihen mit Pausen zwischen den einzelnen Tetanis sehr mannigfaltige Ergebnisse liefern, so werden die Complicationen noch viel grösser, wenn man während andauernder Reizung von einer Reizstärke zur anderen übergeht. Wedensky hat derartige Untersuchungen in ausserordentlichem Umfange angestellt, und es wäre nur zu wünschen, dass er seine Versuche durch eine ausführliche,

nicht russische Darstellung allgemein bekannt machte[1]). Ich habe seiner Zeit zusammen mit Collegen S. Amaya einen grossen Theil dieser Experimente nachgemacht, und sie, wie ich schon in der vorhergehenden Abhandlung schrieb, im Allgemeinen bestätigen können. Da ich somit in diesen Fällen der Wedensky'schen Untersuchung nichts wesentlich Neues hinzufügen kann, so sei hier an Stelle ausführlicher Beschreibungen nochmals auf die Zusammenfassung von Wedensky, die ich in der Einleitung zur ersten Abhandlung dieser Reihe citirt habe, hingewiesen. Um aber dem nicht russischen Leser wenigstens einmal ein Bild von dem Aussehen einer solchen Curve

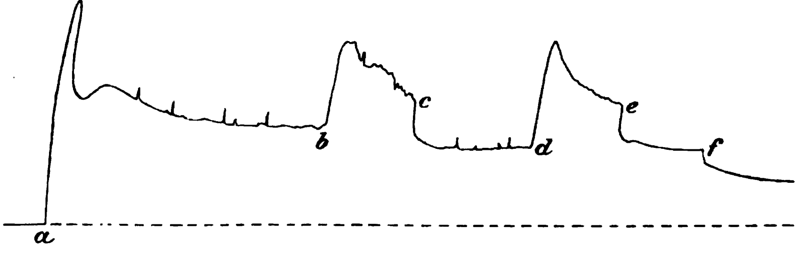


Fig. 17. R. fusca, Warmfrosch. Indirecte Reizung des ausgeschnittenen M. gastrocnemius mit Inductionsströmen vom Du Bois'schen Schlittenapparat mit Wagner-schen Hammer. Reizschwelle bei 40 cm R.-A. Während der Reizung wird die secundäre Spirale mit der Hand verschoben. Einstellung derselben in Strecke *a—b* der Curve auf 25 cm, von *b—c* auf 32 cm, von *c—d* auf 25 cm, von *d—e* auf 32 cm, von *e—f* auf 25 cm R.-A.

vor Augen zu führen, gebe ich in Fig. 17 ein Experiment wieder, das aus der Zeit der gemeinschaftlichen Versuche mit Collegen Amaya stammt (21. November 1898), und bei welchem wir ausser der graphischen Verzeichnung der Muskelcontraction gleichzeitig auch noch die negative Schwankung des Nervenstromes bei Ableitung vom proximalen Ende des Ischiadicus an der Wiedemann'schen Bussole beobachteten. Das Resultat dieser Beobachtung ist in Tabelle I zusammengestellt (S. 523).

Leider fehlen in meiner Abschrift des Versuchsprotokolles Angaben über die Ablenkung des Magnets durch den (nicht compensirten) Ruhestrom. Trotz dieses Mangels ist aus den Zahlen doch ganz deutlich ersichtlich ein Parallelgehen der Grösse der negativen Schwankung mit der Stärke der Reizung[2]), während die Tetanus-

---

1) In seinen deutschen und französischen Publicationen über diesen Gegenstand (1885 und 1891, 2) fehlen leider gerade viele wichtige experimentelle Daten.

2) Da die Stärke des Ruhestromes während des Versuchs, wie die Ablesungen vor und nach der Reizung zeigen, etwas abnimmt, so ändern sich natürlich auch die Ablesungen bei starken Reizungen im gleichen Sinne.

höhe umgekehrt bei Verstärkung der Reizung absinkt und bei Abschwächung derselben ansteigt. Der Versuch wurde gleich darauf nach Wendung der Reizströme mit demselben Erfolge wiederholt. Nach Durchschneidung und Wiederzusammenlegen des Nerven zwischen Reiz- und Ableitungsstelle trat keine Ablenkung des Galvanometers mehr auf.

Tabelle I.

Bemerkungen über die Reizung	Ablesungen an der Bussolenscala (in Millimetern)
Vor der Reizung	385, 390, 385, 390
Reizung mit 25 cm R.-A. Strecke *ab* in der Fig. 17	345, 355, 350, 345
Reizung mit 32 cm R.-A. Strecke *bc* in der Figur .	360
Reizung mit 25 cm R.-A. Strecke *cd* in der Figur .	350, 340
Reizung mit 32 cm R.-A. Strecke *de* in der Figur .	360
Reizung mit 25 cm R.-A. Strecke *ef* in der Figur .	340, 330, 335, 330
Nach der Reizung	380, 375, 370.

Derartige Versuche über das Verhalten der negativen Schwankung des Nervenstroms bei verschieden starken frequenten Reizungen sind auch unter Wedensky's Leitung von Ornstein (cit. nach Wedensky, 1886, § 80, S. 192 ff.) mit ganz demselben Resultate ausgeführt worden, und unsere Versuche bieten also nur eine Bestätigung derselben. Hinzufügen möchte ich, dass wir damals auch beim Frequenzwechsel und bei gleichzeitiger chemischer und elektrischer Reizung (bei den Kaiser'schen Versuchen) ganz analoge Resultate erhielten [1]): Zunahme der negativen Schwankung bei Vermehrung der Reizfrequenz oder bei Einschaltung eines Zusatzreizes zur Dauerreizung, während zu gleicher Zeit der Tetanus absank. Freilich lassen sich gerade aus diesen letzteren Versuchen keine sicheren Schlüsse ziehen, weil wir ja im Galvanometerversuch nur den Integralwerth der auf einander folgenden negativen Einzelschwankungen erfahren, nicht aber ihre Zahl oder ihren zeitlichen Verlauf.

Auf die Anführung weiterer Details aus Versuchen mit Wechsel der Reizstärke während continuirlicher Reizung möchte ich nicht eingehen, nur auf eine besonders merkwürdige, ebenfalls schon von Wedensky beobachtete Complication dieser Versuche sei noch kurz hingewiesen. Es ist das die starke Herabsetzung des Effects schwacher indirecter Reizung unmittelbar nach frequenten, starken Reizungen, die sich manchmal am frischen Präparate zeigt. Ich bilde in Fig. 18 eine

1) Wir leiteten dabei den Nervenstrom meist vom N. peroneus ab, der ja bei der Präparation des Gastrocnemius sowieso durchschnitten wird.

solche Curve bei Reizung mit der v. Frey'schen elektrischen Sirene ab, wobei die Verstärkung und Abschwächung der Reizströme durch Ein- bezw. Ausschalten eines grossen Widerstandes in den secundären Kreis erzielt wurde. Die Reizung ist von *a* bis *b* continuirlich. Zu Beginn der Curve setzt aber der Tetanus jedesmal bei Einschaltung des Widerstandes (bei *W*) eine Zeitlang aus, um dann plötzlich — bei Fortdauer derselben schwachen Reizung — wieder anzusteigen. Diese unmittelbare Nachwirkung der starken Reizung wird allmählich geringer und verliert sich schliesslich ganz, so dass wir dann das gewöhnliche Bild des Wedensky'schen „Optimum" und „Pessimum" erhalten. Die Erscheinung beruht nicht etwa auf einer Herabsetzung der Erregbarkeit der Reizstelle selbst, denn sie ist auch nachweisbar, wenn man die schwachen Ströme auf eine mehr peripher (muskelwärts) gelegene Nervenstelle einwirken lässt. Auch ist die Stärke der Reizströme nicht der allein maassgebende Factor, denn ebenso starke, aber seltene Ströme geben diese Nachwirkung nicht.

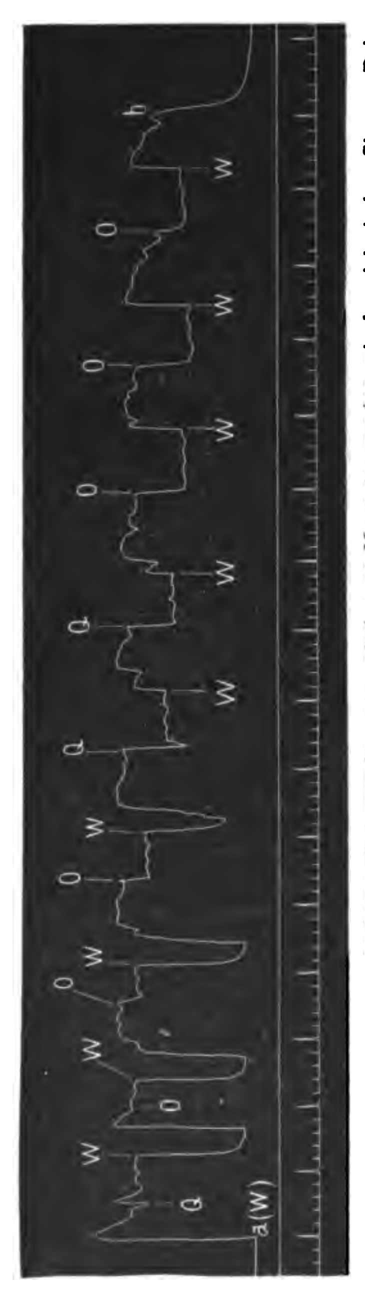


Fig. 18. R. fusca, Warmfrosch. Indirecte Reizung des ausgeschnittenen M. gastrocnemius mit der elektrischen Sirene. Reizfrequenz ca. 110 ganze Perioden (220 Wechselströme) in der Secunde. Im primären Stromkreis ein Daniell und ein regulierbarer Widerstand, in den secundären (Nerven-) Kreis wird zeitweise ein Widerstand von 230000 Ohm eingeschaltet. Die Stromstärke im primären Kreis wird so regulirt, dass bei Einschaltung des Widerstandes in den secundären Kreis eben maximale Tetani zu Stande kommen. Dauer der Reizung von *a*—*b*, bei *W* jedes Mal Einschaltung, bei *O* (bezw. *Q*) Ausschaltung des Widerstandes im secundären Kreis. Zeitmarkirung in Secunden.

4. Controlversuche und Schlussbemerkungen.

So verwickelt die bisher beschriebenen Thatsachen erscheinen, wenn man alle Einzelheiten beachtet, so lassen sich doch gewisse gemeinsame Gesichtspunkte herausfinden. So wurde schon einmal auf die Aehnlichkeit zwischen den Ermüdungsreihen mit wechselnder Reizstärke und denen mit wechselnder Reizfrequenz hingewiesen, und auch bei den Aether- und Curarinversuchen kann man sagen, dass — wenigstens zu Beginn der Vergiftung — die Tetani hoher Reizfrequenzen bei der Verstärkung der Reize in ihrer Form eine im Ganzen ähnliche Veränderung erleiden wie bei Einhaltung derselben (übermaximalen) Stärke der Einzelreize, aber Vermehrung ihrer Frequenz. Die Aehnlichkeit ist am deutlichsten bei der Aethernarkose am Kaninchen. Man vergleiche z. B. die Curven bei 19, 17 und 15 cm R.-A. (Reizfrequenz 175 in der Secunde) aus Figur 9 *d* dieser Abhandlung mit den Curven übermaximaler Reizungen von 60, 115 und 175 Reizen in der Secunde aus demselben Versuch, die in Fig. 11, S. 206 der vorigen Abhandlung, abgebildet waren. Sehr verwischt ist meistens diese Aehnlichkeit beim Frosch, weil hier die Tetani schwacher Reizungen bei hohen Frequenzen im Allgemeinen viel stärker absinken als die Tetani niedriger Reizfrequenzen. Doch ist auch bei diesen Versuchsthier wenigstens zu Beginn der Aethernarkose, solange die eben maximalen Reize noch einen hohen continuirlichen Tetanus geben, die Analogie mitunter recht deutlich. Man vergleiche etwa die Curven der Fig. 7 dieser Abhandlung mit den Curven von 60, 90 und 150 Reizen in der Secunde in Fig. 10 *a* und *b* meiner ersten Abhandlung. Der hauptsächlichste Unterschied zwischen den Tetanis schwacher Reizungen bei hohen Frequenzen und den Curven starker Reizungen entsprechend niedriger Reizfrequenzen besteht in der vorübergehenden Erhebung zu Beginn der Reizung bei den ersteren, welche Anfangszacke in den späteren Vergiftungsstadien immer mehr in den Vordergrund tritt.

Angesichts dieser eben hervorgehobenen — allerdings nur angenäherten — Aehnlichkeit zwischen dem Erfolg des Wechsels der Reizfrequenz und der Reizstärke[1]), wird nun natürlich wieder der

1) Die vorsichtige Fassung dieses Satzes — im Gegensatz zu der ausdrücklichen Analogisirung beider bei Wedensky (s. Einleitung zur ersten Abhandlung) — ist desswegen angebracht, weil ich ja nicht, wie Wedensky, bloss die dauernde Tetanushöhe, sondern die ganze Form des Tetanus im Auge habe.

Verdacht rege, dass wir es bei der Variation der Reizstärke doch auch mit einer Aenderung der Reizfrequenz zu thun haben. Zunächst könnte man an die in der Einleitung schon erörterte Möglichkeit der Mitbetheiligung der Schliessungsinductionsströme denken. Dass diese ausgeschlossen ist, ergibt sich ausser aus den Eingangs erwähnten Vorsichtsmaassregeln mit Bestimmtheit daraus, dass dieselben Erscheinungen auch bei Verwendung der elektrischen Sirene oder

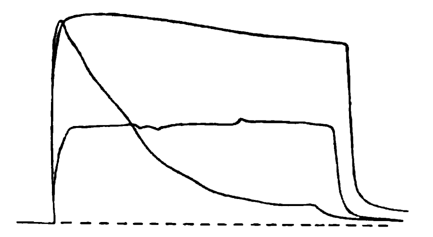


Fig. 19. R. esculenta, Warmfrosch. Indirecte Reizung des blutdurchströmten M. gastrocnemius mit der elektrischen Sirene unter Benutzung des für Wechselströme eingestellten Abblenders. Reizfrequenz 90 Wechselströme in der Secunde. Verhältniss der Dauer des Einzelreizes zur Pause zwischen denselben wie 1 : 2. Dauer eines Einzelreizes demnach $^1/_{270}$ Secunde. Die Variation der Reizstärke erfolgt durch Ein- und Ausschalten von Widerständen im secundären Kreis. Je ein Tetanus bei submaximaler, eben maximaler und übermaximaler Reizung. Dauer der Reizung 5″.

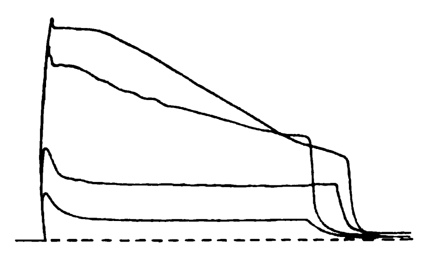


Fig. 20. Kaninchen, Curarinvergiftung, derselbe Versuch wie in Fig. 3. Indirecte Reizung des M. gastrocnemius mit Wechselströmen der elektrischen Sirene. Anordnung wie in Fig. 19. Ungefähr 90 Reize in der Secunde. Variation der Reizstärke durch Veränderung der Widerstände im secundären Kreise.

bei Reizung mit einem sehr häufig unterbrochenen constanten Strome auftreten. Zwei Curvenbeispiele, eines vom Frosch in schwacher Aethernarkose (Fig. 19) und eines vom Kaninchen in starker Curarinvergiftung (Fig. 20, das Pendant zu dem in Fig. 3 *f* abgebildeten Experiment aus derselben Versuchsreihe) werden hinreichen, um die durchgehende Uebereinstimmung dieser ganz reinlichen Versuche mit jenen bei Verwendung des Berstein'schen Unterbrechers

darzuthun. Für die Ermüdungsreihen gebe ich kein weiteres Beispiel, da ja schon in Fig. 18 ein solcher Versuch mit der elektrischen Sirene abgebildet ist.

Eingeschaltet mag hier werden, dass sich mit Hülfe dieser exacteren Versuchsverfahren auch mit Bestimmtheit zeigen lässt, dass das steile Absinken der Tetani starker Reizungen nicht auf der Erscheinung der Fick'schen Lücke beruhen kann. An diese Erklärung hatte seiner Zeit (1885) v. Kries gedacht (siehe das Citat am Anfang dieser Abhandlung), als er bei continuirlicher Reizung den Tetanus jedes Mal bei Erhöhung der Stromstärke niedriger werden sah. Da bei solchen Versuchen die Anfangserhebung zu Beginn der Reizung dem Beobachter entgeht, so konnte diese Ansicht sehr plausibel erscheinen. Dennoch hat schon Wedensky aus den Beobachtungen bei derartigen Ermüdungsversuchen mit continuirlicher Reizung einige durchaus zutreffende Einwände gegen dieselbe abgeleitet.

Nach Wedensky (1886, § 8, S. 21 ff.) ergibt sich aus folgenden Thatsachen, dass das „Pessimum“ der Reizung in keiner nahen Beziehung zur Fick'schen Lücke steht: 1. Die Erscheinung des Pessimums ist abhängig von der Dauer der Reizung und der Ermüdung des Muskels. Jene Reizstärken, welche später zu pessimalen werden, geben zu Beginn des Versuches maximale Tetani. Die Erregbarkeit des Nerven (d. h. die indirecte Muskelerregbarkeit) ändert sich währenddem nicht in merklicher Weise. Dagegen ist, soweit bekannt, die Fick-sche Lücke von der Reizdauer und der Ermüdung des Muskels unabhängig. 2. Die Erscheinungen des „Optimum“ und „Pessimum“ treten immer auf, gleichgültig, ob die Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströme durch eine Helmholtz'sche Nebenschliessung physiologisch gleichwerthig gemacht werden oder nicht, und ob im letzteren Falle die Ströme diese oder jene Richtung im Nerven haben. Dagegen hat für die der Form nach analoge Erscheinung bei Einzelreizen, wie aus den Arbeiten verschiedener Autoren hervorgeht, die Richtung des Stromes und die Beschaffenheit der Reizstelle eine wesentliche Bedeutung. 3. Das „Optimum“ und „Pessimum“ sind nicht bloss durch die Reizstärke, sondern auch durch die Reizfrequenz und die Art der Aufeinanderfolge der Reize bestimmt.

Man kann die unter 1. und 3. angeführten Gründe Wedensky's ohne Weiteres als beweiskräftig ansehen. Das unter 2. Gesagte war es damals noch nicht ganz, solange ihm die Angabe von Tiegel (1876, S. 280) gegenüberstand, dass die „Lücke“ auch bei absteigender Stromesrichtung auftrete. Seitdem ist aber durch die Untersuchungen von Locke und Szymanowsky (1901) gezeigt worden, dass die Tiegel'sche Angabe auf einem Versuchsfehler (Nebenschliessung durch den Körper des Thieres) beruht. Wenn

wir also den Nerven des Präparates unter Vermeidung dieses Versuchsfehlers bloss mit absteigenden Strömen reizen, so schliessen wir die Fick'sche Lücke vollständig aus. Solche Versuche, die ich mit meinem Unterbrecher ausgeführt habe [1]), liefern nun in der That dieselben Resultate wie die mit Strömen wechselnder oder bloss aufsteigender Richtung, und es ist somit auch durch diese Experimente der von Wedensky angegebene Einfluss der Stromstärke auf die Tetanushöhe als eine Erscheinung sui generis dargethan, die mit der Fick'schen Lücke gar nicht zusammenhängt.

Wenn wir aber von den Ermüdungsversuchen zu den Curarinversuchen zurückkehren, so scheint diese ganze Beweisführung überhaupt überflüssig. Denn hier ergibt sich schon aus dem Auftreten des Anfangstetanus, der ja beim Kaninchen sogar in der Regel viel höher ist als die continuirlichen Tetani der schwächeren Reizungen, dass diese Erscheinungen durch die Lücke nicht erklärt werden können.

Aber vielleicht befinden wir uns beim „Pessimum der Reizung" gar nicht mehr im Bereich der Lücke, sondern schon bei Stromstärken, welche übermaximale Zuckungen geben? In der That, wenn jeder Einzelreiz neben der Schliessungserregung auch noch eine Oeffnungserregung gäbe, so kämen wir auch zu einer Vermehrung der dem Muskel zugeleiteten Erregungswellen. Freilich ist diese Annahme wegen der relativ geringen Stromstärken, die wir verwendet haben, schon von vornherein ausgeschlossen. Immerhin fordern diese Ueberlegungen dringend dazu auf, sich Klarheit darüber zu verschaffen, wieviel Erregungen denn im Muskel bei Tetanisirung des Nerven mit verschiedenen Reizfrequenzen und Reizstärken in der Zeiteinheit ablaufen.

Ueber diesen Punkt sind aber bereits von mehreren Forschern Untersuchungen angestellt worden, und trotz mancher Differenzen haben dieselben ein im Ganzen recht gut übereinstimmendes Resultat ergeben, das schon von Wedensky zur Erklärung der Erscheinungen herangezogen wurde. Es lässt sich nämlich sowohl aus den Beobachtungen über den Muskelton (Bernstein [1875], Lovén [1881],

1) Da beim Du Bois'schen Schlittenapparate innerhalb gewisser Grenzen des Rollenabstandes bloss die Oeffnungsinductionsströme wirksam sind, kann man eigentlich denselben Beweis schon durch einfache Stromwendung beim gewöhnlichen Inductorium führen. Nur müsste man vorher ganz sicher sein, dass die Schliessungsinductionsströme noch nicht wirksam sind (vgl. dazu oben S. 490).

Stern [1900]) als auch aus der telephonischen Beobachtung der Actionsströme des Muskels (Wedensky, 1886) schliessen, dass bei indirecter Reizung des Muskels mit Inductionsströmen hoher Frequenz die Anzahl der Erregungen im Muskel mit von der Stärke der Reizung abhängt. Bei sehr starken Strömen kann am frischen Kaninchenmuskel bis zu einer gewissen oberen Frequenzgrenze noch jeder Unterbrechung des primären Stromes eine Erregung des Muskels entsprechen. Steigert man die Reizfrequenz noch weiter, so entspricht die Höhe des Muskeltones nur der Hälfte der Unterbrechungen des primären Stromes. Je schwächer ferner bei einer und derselben hohen Reizfrequenz die Nervenreizung ist, desto geringer ist die Anzahl der Erregungen des Muskels. Es kommt dann je nach der Stromstärke bloss auf jede zweite, jede vierte oder gar nur jede sechste Stromunterbrechung im primären Kreis eine Muskelerregung (nach Stern, während Wedensky die Sache etwas anders darstellt), während im Nerven nach den Angaben von Wedensky (1886) bis zu ganz hohen Reizfrequenzen die Zahl der Erregungen fast immer mit der Anzahl der Unterbrechungen des primären Stromes übereinstimmt. Es erregen also, wie Wedensky (1886, Deutsches Résumé, § 17, S. 341) sagt, „vom Nerven aus schwächere Reize von grösserer Frequenz den Muskel in derselben Art wie starke Reize von geringerer Frequenz, weil erstere sich auf dem Wege zum Muskel hin in eine geringere Anzahl der Impulse transformiren“. Bei der Ermüdung des Präparates erstreckt sich die Transformation der Erregungswellen auf immer niedrigere Reizfrequenzen, und auch bei dem oben S. 487 citirten Curareversuch fand Wedensky ein Transformationsstadium der Erregungsleitung bei relativ niedrigen Reizfrequenzen vor. Die „Transformation“ der Erregungswelle verlegt er wohl mit Recht in das Nervenendorgan, dessen refractäres Stadium offenbar durch die Ermüdung und die Aether-, Curarinvergiftung u. s. f. verlängert wird. Nehmen wir einmal an, jede das Nervenendorgan durchlaufende Erregung mache dasselbe vorübergehend unerregbar, und dieses refractäre Stadium gehe (ähnlich wie beim Herzmuskel) durch ein Stadium herabgesetzter Erregbarkeit allmählich in den Zustand normaler Erregbarkeit über, so werden sehr frequente, vom Nervenstamm her zugeleitete Erregungen nur dann alle auf den Muskel übergehen können, wenn sie stark genug sind, um die von der vorhergehenden Erregung nachbleibende Herabsetzung der Er-

regbarkeit, die wie eine Leitungshemmung wirkt, zu überwinden. Daraus würde sich dann die Analogie zwischen den Versuchen mit wechselnder Reizstärke und denen mit Wechsel der Reizfrequenz ohne Weiteres ergeben.

Ich muss es vorläufig bei diesen flüchtigen Andeutungen bewenden lassen. Denn es ist klar, dass wir auch aus der eben gemachten Annahme, selbst wenn sie richtig ist, so lange keine weiteren Folgerungen für unsere Versuche ableiten können, als wir nicht wissen, wie denn der Muskel auf verschieden frequente und starke directe Reizungen reagiert.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Das normale Nervmuskelpräparat des Frosches zeigt bei indirecter Reizung mit Strömen hoher Frequenz (etwa 200 Reize in der Secunde) die Eigenthümlichkeit, dass (wenn man in längeren Pausen nach einander erzeugte kurze Tetani mit einander vergleicht) die Höhe der einzelnen Tetani zunächst mit wachsender Stromstärke bis zu einem Maximum zunimmt, dann aber (bei übermaximaler Reizung) wieder abnimmt. Der indirect gereizte normale Kaninchenmuskel zeigt diese Besonderheit (wenigstens bis zu 260 Reizen in der Secunde) nicht.

Nach Vergiftung mit Curarin oder Aether nimmt die Tetanushöhe des indirect gereizten Kaninchenmuskels bei niedrigen Reizfrequenzen für alle Stromstärken gleichmässig ab, und es verändert sich die Tetanusform nur insofern, als sich zuerst bei schwacher Reizung, später auch bei stärkeren Strömen zu Beginn der Reizung eine höhere Anfangserhebung ausbildet, nach welcher der Tetanus sehr sanft und allmählich absinkt. In sehr tiefer Curarinvergiftung bleibt vom ganzen Tetanus bloss noch diese Anfangserhebung übrig. Bei höheren Reizfrequenzen (über 100 Reize in der Secunde) ist die Veränderung der Tetanusform verschieden für starke und schwache Reizungen: Je stärker die Reizung, in desto früheren Vergiftungsstadien folgt auf die anfängliche hohe Erhebung des Tetanus ein steiles Absinken, desto früher verwandelt sich also die Curve in den „Anfangstetanus". Erst später erfolgt dieselbe Umwandlung auch bei den Tetanis schwächerer Reizungen, die sich hierin ähnlich verhalten wie die Tetani niedriger Reizfrequenzen.

Beim Frosch zeigen die Tetani in der Aether- und Curarin-

vergiftung im Allgemeinen gleichfalls das eben beschriebene Verhalten, nur bleiben hier die Tetani übermaximaler Reizungen bei hohen Reizfrequenzen lange Zeit hindurch niedriger als die der eben maximalen Reizungen. Erst in tiefen Vergiftungsstadien gleicht sich dieser Unterschied aus. Unmittelbar vor dem Einsetzen der Curarinlähmung geben alle Reizfrequenzen und Reizstärken bloss noch Anfangstetani, deren Höhe bei Verstärkung der Reizung bis zu einem bestimmten, bei weiterer Verstärkung der Reize gleichbleibenden Maximum zunimmt. Dieses Maximum ist bei hohen Reizfrequenzen erheblich grösser als bei niedrigen. Die Lähmung erfolgt (sicher wenigstens beim Frosch) für Einzelreize und sehr niedrige Reizfrequenzen früher als für frequente Reize.

Im Laufe der Ermüdung geben starke frequente Reizungen sehr bald Anfangstetani, während entsprechend schwächere Reize derselben Frequenz noch während der ganzen Reizdauer anhaltende Tetani auslösen, die meist beträchtlich höher sind als die Anfangstetani der starken Reizungen.

Wie besondere Controlversuche zeigen, werden die beschriebenen Unterschiede zwischen starken und schwachen Reizungen nicht etwa durch die unbeabsichtigte Einmischung der Schliessungsinductionsströme bei Verstärkung der Reizung bedingt, sie haben auch nichts mit der Fick'schen Lücke zu thun, sondern sie stehen offenbar in Zusammenhang mit der mehrfach beobachteten Thatsache, dass bei sehr frequenter Nervenreizung je nach der Stromstärke nur ein bestimmter Bruchtheil der Reize eine Erregung im Muskel auslöst (Wedensky's „Transformation" der Erregungswellen im Nervenendorgan).

Citirte Literatur.

1868. F. Bidder, Beobachtungen an curaresierten Fröschen. Du Bois' Arch. S. 598.

1870. A. Vulpian, Expérience relative à la théorie de l'action physiologique du curare. Arch. de physiol. p. 171.

1875. J. Bernstein, Ueber die Höhe des Muskeltones bei elektrischer und chemischer Reizung. Dieses Archiv Bd. 11 S. 191.

1876. E. Tiegel, Weitere Untersuchungen über die Wirkung einzelner Inductionsschläge auf den Skelettmuskel und seinen Nerven. Dieses Archiv Bd. 13 S. 272.

1880. Couty et de Lacerda. Le curare, son origine, son action, sa nature, ses usages. Arch. de physiol. p. 555. — Ward, Ueber die Auslösung von Reflexbewegungen durch eine Summe schwacher Reize. Du Bois' Arch. S. 72.

1881. J. v. Kries und H. Sewall, Ueber die Summirung untermaximaler Reize in Muskeln und Nerven. Du Bois' Arch. S. 66. — Ch. Lovén, Ueber den Muskelton bei elektrischer Reizung sowie über einige in Zusammenhang damit stehende elektrisch-akustische Erscheinungen. Ebenda S. 363.

1882. Ch. Bohr, Ueber den Einfluss der tetanisirenden Irritamente auf Form und Grösse der Tetanuscurve. Ebenda S. 233.

1885. J. v. Kries, Ueber die Erregung des motorischen Nerven durch Wechselströme. Verhandlungen d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. 8. — N. Wedensky, Ueber einige Beziehungen zwischen der Reizstärke und der Tetanushöhe bei indirecter Reizung. Vorläufige Mittheilung. Dieses Arch. Bd. 37 S. 69.

1886. N. Wedensky, Ueber die Beziehungen zwischen Reizung und Erregung im Tetanus (russisch).

1890. J. Tillie, Ueber die Wirkungen des Curare und seiner Alkaloïde. Arch. f. exp. Pathol. Bd. 27 S. 1.

1891. N. Wedensky, Du rhythme musculaire dans la contraction normale. Archives de physiol. p. 58. — Derselbe, De l'action excitatrice et inhibitoire du courant électrique sur l'appareil neuromusculaire. Ebenda p. 687.

1894. R. Böhm, Einige Beobachtungen über die Nervenendwirkung des Curarins. Arch. f. exp. Pathol. Bd. 35, S. 16.

1898. A. Samojloff, Ueber den untermaximalen Tetanus der quergestreiften Muskeln. Engelmann's Arch. S. 512.

1899. G. Köster, Beitrag zur Lehre von der Schwefelkohlenstoffvergiftung. Arch. f. Psychiatrie Bd. 32.

1900. J. Donath und H. Lukács, Die elektrische Erregbarkeit der Nerven und Muskeln unter Curarewirkung. Zeitschr. f. klin. Medicin Bd. 41, S. 441. — V. Stern, Studien über den Muskelton bei Reizung verschiedener Antheile des Nervensystems. Dieses Archiv Bd. 82 S. 34. — N. Wedensky, Die fundamentalen Eigenschaften des Nerven unter Einwirkung einiger Gifte. Ebenda, S. 134.

1901. F. S. Locke, The action of single induction-shocks on motor nerve, with special reference to the „gap“ („Lücke“). Proceed. Physiol. Soc. Journ. of Physiol. Bd. 26 p. 39. — N. Wedensky, Erregung, Hemmung und Narkose (russisch).

1902. H. Hayashi und K. Muto, Ueber Athemversuche mit einigen Giften. Arch. f. exp. Pathol. Bd. 47 S. 209. — N. Wedensky, Les excitants et les poisons du nerf. Versammlung nord. Naturf. u. Aerzte zu Helsingfors (Verhandl. d. Section f. Anat., Physiol. und medic. Chemie) und gleichlautend in Comptes rendus Bd. 135 p. 584.

(Aus dem chemischen Laboratorium des physiologischen Instituts zu Breslau.)

Ueber die Resorption und die fermentative Spaltung der Disaccharide im Dünndarm des ausgewachsenen Hundes.

Von

F. Röhmann und **J. Nagano.**

Inhaltsübersicht.

I. Ueber die Resorptionsgeschwindigkeit der Disaccharide im Dünndarm.

A. Versuche an Hunden mit Vellafisteln:

1. Resorption von Rohrzucker. 2. Maltose. 3. Milchzucker.

B. Versuche an abgebundenen Darmschlingen:

1. Resorption des Zuckers. 2. Resorption des Wassers aus den Lösungen der Disaccharide.

II. Ueber die Spaltung der Disaccharide durch die Enzyme des Dünndarms.

A. Die Spaltung der Disaccharide innerhalb des Darmcanals:

1. Rohrzucker. 2. Maltose. 3. Milchzucker.

a) Wirkung des Darmsaftes. b) Spaltung beim Verweilen im Darm und bei weiterer Digestion der aus dem Darm wieder herausgelassenen Lösung.

B. Ueber die Stärke, mit welcher die Schleimhaut Disaccharide fermentativ spaltet:

1. Rohrzucker. 2. Maltose. 3. Milchzucker.

Vergleich der enzymatischen Spaltung mit der Resorptionsgeschwindigkeit.

I. Ueber die Resorptionsgeschwindigkeit der Disaccharide im Dünndarm.

Die Geschwindigkeit, mit welcher einfache, nicht spaltbare Zuckerarten im Dünndarm des Hundes aufgesaugt werden, ist, wie

die Versuche des Einen von uns[1]) gezeigt haben, bei den verschiedenen Zuckerarten nicht die gleiche und hängt sowohl von ihrer Constitution wie von ihrer Configuration ab.

Die Versuche, welche bisher mit Disacchariden angestellt worden sind, scheinen im Allgemeinen darauf hinzudeuten, dass ihre Resorption eine langsamere ist als die der einfachen Zucker, welche aus ihnen durch Spaltung entstehen, und dass auch in Bezug auf die Geschwindigkeit, mit der die verschiedenen spaltbaren Zuckerarten resorbirt werden, gewisse Unterschiede vorhanden sind. Aber diese Versuche sind nach manchen Richtungen hin unvollkommen und zeigen eine Reihe nicht ohne Weiteres zu erklärender Widersprüche.

Hédon[2]) liess in abgebundenen Darmschlingen von Kaninchen 25 %ige Lösungen von Saccharose, Maltose und Lactose resorbiren. Von 5 g Zucker wurden aufgesaugt bei Einführung von Saccharose 0,764 g, von Maltose 0,660 g, Lactose 0,590 g. Unter gleichen Bedingungen wurden von Glukose resorbirt 1,270 g, von Galaktose 1,365 g, von Laevulose 1,040 g. Die Resorption von Raffinose, einem Trisaccharid, war noch geringer als die des Rohrzuckers. Es scheint zum Mindesten fraglich, ob man das Ergebniss, welches mit einer so starken Concentration erhalten wurde, verallgemeinern darf.

Auch R. Höber[3]) arbeitete mit stark concentrirten Lösungen, welche er 25—30 Minuten nach ihrer Einfüllung in den Darm untersuchte. Er fand, dass Rohrzucker und Milchzucker langsamer resorbirt werden als Traubenzucker und Galaktose. Ein Unterschied von Rohrzucker und Milchzucker wird nicht erwähnt. Die schlechtere Resorption des Milchzuckers im Vergleich zum Traubenzucker beobachtete auch E. Weinland[4]) an Darmschlingen des Kaninchens.

Eine von der bei Resorptionsversuchen gewöhnlich benutzten Versuchsanordnung abweichende Methode bevorzugte Albertoni[5]). Er brachte nüchternen Hunden Zuckerlösungen verschiedener Concentration in den Magen, tödtete sie durch Lufteinblasen in die Venen und bestimmte im Magen- und Dünndarminhalt den Gefrier-

1) Junzo Nagano, Dieses Archiv Bd. 90 S. 389. (1902.)
2) Compt. rend. de la Soc. d. Biol. 1900 p. 29, 41, 87.
3) Dieses Archiv Bd. 74 S. 264. 1899.
4) Zeitschr. f. Biol. Bd. 38 S. 47. 1899.
5) Arch. ital. de Biol. vol. 15 p. 321. 1899. — Reale acad. di Bologna 1901.

punkt sowie die Menge des nicht resorbirten Zuckers. Er gibt ebenfalls an, dass Milchzucker aus Lösungen gleicher osmotischer Spannung schlechter als Traubenzucker und Rohrzucker resorbirt wird. Dagegen lassen sich seine Beobachtungen, nach denen Rohrzucker und Maltose etwas besser als Glukose resorbirt werden, mit denen von Hédon und Höber nicht vereinen. Ebenso widerspricht die Angabe von Waymouth Reid[1]), dass Glukose und Maltose gleich schnell resorbirt werden, den Beobachtungen Hédons.

Es wurden desshalb die folgenden Versuche angestellt, bei denen von Neuem unter möglichst gleichen Bedingungen die Resorptionsgeschwindigkeit der drei Disaccharide, Rohrzucker, Maltose und Milchzucker, im Dünndarm des Hundes festgestellt wurde.

Methodik.

Die Versuche wurden zum Theil an Hunden mit Vellafisteln ausgeführt.

Hierbei wurden zunächst dieselben vier Hunde benutzt, an denen Nagano[2]) die Resorption der einfachen Zucker untersucht hatte. Sie werden, wie in der Arbeit von Nagano, als Hund I, II, III und IV bezeichnet. Ausser diesen wurde verwendet Hund V. Derselbe war am 2. Juni 1902 operirt worden. Er war 6,2 kg schwer. Die Narbe im Darm war 25 cm vom Pylorus entfernt. Ferner Hund VI, ebenfalls etwa 6 kg schwer, operirt am 10. Juni 1902. Narbe im Darm 7 cm vom Coecum entfernt.

Die Einfüllung der Zuckerlösung in den Experimentirdarm geschah wie bei Nagano.

Eine andere Reihe von Versuchen wurde an Hunden „mit abgebundenen Darmschlingen" ausgeführt. Den Hunden, welche einen Tag gehungert hatten, wurde nach vorheriger Morphinisirung in Chlororfom-Aethernarkose das Abdomen eröffnet und der Dünndarm unterhalb des Duodenums und unmittelbar oberhalb des Coecums abgebunden und die Enden der Fäden nach aussen geleitet. Dann wurde von der oberen Ligatur aus eine Jejunumschlinge von etwa 30 cm abgemessen, mit warmer 0,6 %iger

1) The Journ. of Physiology vol. 26 p. 427. 1901.
2) a. a. O.

Kochsalzlösung ausgespült und nach unten hin unterbunden. Die ebenfalls vorher erwärmte Zuckerlösung wurde eingefüllt, die Schlinge geschlossen und versenkt. Nach einer bestimmten Zeit wurde unter Leitung des entsprechenden Fadens das Ileum hervorgeholt und mit einer ebenfalls 30 cm langen Schlinge entsprechend verfahren. Eine bestimmte Zeit nach dem Einfüllen wurde erst die obere, dann die untere Darmschlinge entleert und mit warmer 0,6 % iger Kochsalzlösung ausgespült. Die Menge der nicht resorbirten Flüssigkeit wurde gemessen und zur Zuckerbestimmung mit der Spülflüssigkeit vereinigt.

A. Versuche an Hunden mit Vellafisteln.

1. Resorption von Rohrzucker.

In den Versuchen an Hund I, III und IV wurden 30 ccm der betreffenden Rohrzuckerlösung in den Darm eingefüllt und nach 1 Stunde das Nichtresorbirte herausgelassen. Nach Feststellung des Volumens wurde die Alkalescenz durch Titriren unter Anwendung von rothem Lakmoidpapier bestimmt. Dann wurde die Flüssigkeit zur Entfernung des Eiweiss mit einer abgewogenen Menge von essigsaurem Natrium und der stets gleichen Menge von Eisenchlorid aufgekocht. Nach dem Auffüllen auf ein bestimmtes Volumen wurde filtrirt und im Filtrat der Zucker bestimmt. Derselbe bestand, wie später eingehend erörtert werden wird, in den verschiedenen Versuchen aus einem wechselnden Gemisch von Rohrzucker und Invertzucker. Man konnte daher in zweierlei Weise verfahren: entweder man bestimmte die Gesammtmenge des nicht resorbirten Zuckers nach vorheriger Inversion mit Salzsäure, oder man bestimmte den Rohrzucker und Invertzucker. In den Versuchen an Hund I und III geschah ersteres. Zur Inversion wurde ein Theil des Filtrates eine halbe Stunde im strömenden Wasserdampfe mit Salzsäure erhitzt. Die zur Inversion erforderliche Menge Salzsäure war, da die Flüssigkeit essigsaures Natrium erhielt, ein Mal für alle Versuche durch Vorversuche ermittelt worden. Nach der Inversion wurde neutralisirt und mit Knapp'scher Lösung titrirt. Der Titer für Invertzucker war durch Versuche mit invertirtem Rohrzucker festgestellt worden.

Versuche an Hund I. (Ileum.)

Datum 1901	26. Juni	27. Juni	29. Juni
Rohrzucker	1 %	1 %	2 %
Eingefüllt ccm	30	30	30
Alkalescenz im Ausgeflossenen	3,8	4,8	8,0
Rohrzucker eingefüllt g	0,300	0,300	0,600
ausgeflossen g	Spuren		0,143 [1])
resorbirt g	fast alles		0,457
„ %	—	—	74,8 %

Versuche an Hund III. (Jejunum.)

Datum 1901	13. Juli	17. Juli	23. Juli
Rohrzucker	2 %	3 %	3 %
Eingefüllt ccm	30	30	30
Ausgeflossen ccm	3	5	4,5
Alkalescenz	1,0	1,4	0,9
Rohrzucker eingefüllt	0,6	0,9	0,9
„ ausgeflossen	Spuren	0,133	0,144
„ resorbirt	—	84 %	83 %
Wasser resorbirt	90 %	83 %	85 %

Versuche an Hund IV. (Jejunum.)

11. December 1901. 3 %ige Rohrzuckerlösung. Eingeflossen 30,0 ccm, ausgeflossen 2 ccm; Darm mit 0,6 % Chlornatriumlösung ausgespült, Alkalescenz 1,1. Die neutralisirte und enteiweisste Flüssigkeit wird auf 37,5 ccm aufgefüllt, die Lösung reducirt nicht, α_D im 1 Dec.-Rohr + 1′, also Zucker vollkommen resorbirt.

In den folgenden Versuchen an Hund V und VI blieb die Rohrzuckerlösung nur eine halbe Stunde in der Darmschlinge. Die nicht resorbirte Menge wurde gemessen, wieder mit essigsaurem Natrium und Eisenchlorid aufgekocht und auf ein bestimmtes Volumen aufgefüllt. Der Niederschlag wurde abfiltrirt; im Filtrat wurde bei diesen Versuchen Rohrzucker und Invertzucker bestimmt. Zu diesem Zwecke wurde erstens das Drehungsvermögen und zweitens das Reductionsvermögen für Fehling'sche Lösung, die mit dem vierfachen Volumen Wasser verdünnt war, festgestellt. Dabei wurde

1) Die Lösung reducirt vor der Inversion minimal und dreht rechts annähernd entsprechend dem Rohrzuckergehalt.

angenommen, dass 194 ccm Fehling'sche Lösung von 1 g Invertzucker reducirt werden, und [α] für Rohrzucker = 66,5° gesetzt. Zur Ermittelung der Rohrzuckermenge wurde zu dem aus der Drehung berechneten Werthe ein Drittel des gefundenen Invertzuckerwerthes addirt[1]).

Versuche an Hund V. (Jejunum).

14. Juni 1902. Eingefüllt 27,1 ccm 5%ige Rohrzuckerlösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 24,5 ccm; Vol. 40. 5 ccm Fehling'scher Lösung reducirt von 7,2 ccm, α im 2 Dec.-Rohr 2° 21′, im Ausgeflossenen 0,143 g Invertzucker und 0,755 g Rohrzucker. Resorbirt 0,457 g Rohrzucker.

17. Juni 1902. Eingefüllt 22,6 ccm 5%ige Rohrzuckerlösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 18,5 ccm; Vol. 40. 5 ccm Fehling'scher Lösung reducirt von 8,3 ccm, α im 2 Dec.-Rohr 1° 37,5′, im Ausgeflossenen 0,124 g Invertzucker und 0,528 g Rohrzucker. Resorbirt 0,478 g Rohrzucker.

Versuche an Hund VI. (Ileum.)

20. Juni 1902. Eingefüllt 13,2 ccm 3%ige Rohrzuckerlösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 8,5 ccm; Vol. 40. 2 ccm Fehling'scher Lösung reducirt von 13,5 ccm, α im 2 Dec.-Rohr + 36′, im Ausgeflossenen 0,030 g Invertzucker und 0,028 g Rohrzucker. Resorbirt 0,338 g Rohrzucker.

21. Juni 1902. Eingefüllt 12,5 ccm 3%ige Rohrzuckerlösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 7,0 cm; Vol. 30. 2 ccm Fehling'scher Lösung reducirt von 11,1 ccm, α im 2 Dec.-Rohr + 42′, im Ausgeflossenen 0,028 g Invertzucker und 0,025 g Rohrzucker. Resorbirt 0 322 g Rohrzucker.

2. Resorption von Maltose.

Da die Maltose, ähnlich wie der Rohrzucker, bei ihrer Resorption schon im Darm durch ein Ferment, die Maltase, gespalten werden kann und, wie sich bald zeigen soll, auch thatsächlich gespalten wird, so enthält auch hier die nicht resorbirte Flüssigkeit zwei Zucker, nämlich Maltose und Dextrose. Es kann auch hier der Gesammtzucker nach vorheriger Inversion bestimmt werden, oder man kann feststellen, wie viel von jedem der beiden Zucker vorhanden ist. In letzterem Falle hat man nur nöthig, in der betreffenden Flüssigkeit das Reductionsvermögen nach zwei verschiedenen Methoden, z. B. nach Knapp oder Fehling, oder das Reductionsvermögen nach einer der bekannten Methoden und das Drehungsvermögen zu bestimmen. Man erhält so für die zwei Unbekannten

1) E. . v. Lippmann, Chemie der Zuckerarten S. 524, 827, 815. Braunschweig 1895.

zwei verschiedene Gleichungen, in denen beide enthalten sind. Als geeignet erwies sich uns die Titrirung mit Fehling'scher Lösung im Verein mit der Polarisation. Die betreffenden Gleichungen sind:

$$\alpha = \frac{100 \cdot 129{,}3\, x}{v} + \frac{100 \cdot 52{,}5 \cdot y}{v}$$

$$\frac{r \cdot v}{v_1} = 128\, x + 202\, y.$$

Durch Umformung nehmen dieselben folgende Gestalt an

$$x = \left(\alpha - \frac{0{,}26 \cdot r}{v_1}\right) \frac{v}{96} \text{ und } y = \left(\alpha - \frac{129{,}3 \cdot x}{v}\right) \frac{v}{52{,}5}.$$

In denselben bedeutet

v das Volum der Flüssigkeit, in der die Bestimmungen ausgeführt wurden;

α der auf die Länge von 1 Decimeter bezogene Drehungswinkel;

129,3 das Drehungsvermögen des angewendeten lufttrockenen, von C. A. F. Kahlbaum-Berlin bezogenen Maltosehydrats in 1—2 % iger Lösung;

52,5 das Drehungsvermögen der Dextrose;

r die reducirte Menge Fehling'scher Lösung;

v_1 die zur Reduction von r verbrauchte Menge Zuckerlösung;

128,1 die Anzahl Kubikcentimenter Fehling'scher Lösung, die von 1 g Maltosehydrat;

202 die Kubikcentimeter Fehling'scher Lösung, die von 1 g Dextrose reducirt werden.

In den Versuchen an Hund I und III wurde mit Knapp'scher Lösung titrirt, hierbei wurden aber, wie sich leider zu spät herausstellte, Werthe erhalten, die unmöglich richtig sein konnten. Es konnte desshalb zur Beurtheilung der Zuckerresorption in diesen Versuchen nur der beobachtete Drehungswinkel verwendet werden. Nimmt man das eine Mal an, dass die Drehung nur durch Maltose, das andere Mal, dass sie durch Dextrose bewirkt wurde, so erhält man zwei Werthe, zwischen denen der richtige, d. h. derjenige, welcher die Summe von Maltose und Dextrose angibt, liegen muss.

Versuche an Hund I. (Ileum.)

Datum 1901.	4. Juli	16. Juli	17. Juli
Maltose	3 %	3 %	5 %
Eingefüllt	30	30	30
Ausgeflossen	8,5	8,0	11,0
Alkalescenz	11,6	10,05	11,5
Maltose eingefüllt	0,900	0,900	1,500
Zucker ausgeflossen, aus α berechnet als:			
Maltose.	0,125	0,087	0,434
Dextrose	0,337	0,226	0,686
resorbirt	0,775 bez.	0,813 bez.	1,066 bez.
	0,563	0,673	0,814
	86—64 %	90—75 %	71—54 %
Wasser resorbirt	71 %	71 %	63 %

Versuche an Hund III. (Jejunum.)

Datum 1901.	25. Juli	26. Juli
Maltoselösung	3 %	5 %
Eingefüllt	30	30
Ausgeflossen	4,5	11,5
Alkalescenz	0,5	1,45
Maltose eingefüllt	0,90	1,50
Zucker ausgeflossen:		
aus α berechnet als Maltose . . .	0,094	0,135
als Dextrose . .	0,251	0,360
resorbirt.	0,816—0,649	1,365—1,140
	90—72 %	91—76 %
Wasser resorbirt	85 %	61 %

Versuch an Hund IV. (Jejunum)

14. December 1901. Eingefüllt wurden 30 ccm einer 3 %igen Maltoselösung, ausgeflossen 3,0 ccm. Der Darm wurde mit 0,6 % Chlornatrium ausgespült, Alkalescenz 1,1. Mit essigsaurem Eisen enteiweisst, auf 60 ccm aufgefüllt. Reduction sehr schwach. $\alpha = + 4'$, also Maltose bis auf einen geringen Rest resorbirt.

Versuche an Hund V. (Jejunum.)

13. Juni 1902, Nachmittags. Eingefüllt 23,6 ccm 5%ige Maltoselösung, nach $^1/_2$ Stunde ausgeflossen 22,5 ccm; Vol. 60. 10 ccm Fehling-scher Lösung reducirt von 5, 3 ccm, α in 2 Dec.-Rohr + 3° 22'; im Ausgeflossenen 0,745 g Maltose und 0,094 g Dextrose, resorbirt 0,341 g Maltose.

16. Juni 1902. Eingefüllt 21,8 ccm 5%ige Maltoselösung, nach $^1/_2$ Stunde ausgeflossen 18,0 ccm; Vol. 70. 10 ccm Fehling'scher Lösung reducirt von 7,0 ccm, α im 2 Dec.-Rohr + 2° 33'; im Ausgeflossenen 0,659 g Maltose und 0,075 g Dextrose, resorbirt 0,356 g Maltose.

18. Juni 1902. Eingefüllt 21,2 ccm 5%ige Maltose, nach $^1/_2$ Stunde ausgeflossen 20,0 ccm; Vol. 40. α im 2 Dec.-Rohr + 4° 39'; 10 ccm Fehling-

scher Lösung reducirt von 7,5 ccm der mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnten Lösung; im Ausgeflossenen 0,680 g Maltose und 0,100 g Dextrose, resorbirt 0,280 g Maltose.

Versuche an Hund VI. (Ileum.)

16. Juni 1902. Eingefüllt 13,7 ccm 3%ige Maltoselösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 9 ccm; Vol. 50. 5 ccm Fehling'scher Lösung reducirt von 7,65 ccm, α im 2 Dec.-Rohr 1° 15′; im Ausgeflossenen 0,237 g Maltose und 0,011 g Dextrose, resorbirt 0,163 g Maltose.

18. Juni 1902. Eingefüllt 14,2 ccm 3%ige Maltoselösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 6,5 ccm; Vol. 40. 5 ccm Fehling'scher Lösung reducirt von 7,6 ccm; im Ausgeflossenen 0,172 g Maltose und 0,023 g Dextrose, resorbirt 0,231 g Maltose.

3. Resorption von Milchzucker.

Der Milchzucker wurde in den Versuchen an Hund I, II und IV durch Titriren mit Knapp'scher Lösung, in den Versuchen an Hund V und VI durch Polarisation bestimmt.

Versuche an Hund I. (Ileum.)

Datum 1901.	21. Juni	22. Juni
Milchzucker	1 %	1 %
Eingefüllt	30	30
Alkalescenz	5	7
Milchzucker eingefüllt	0,300	0,300
ausgeflossen	0,173	0,195
resorbirt	0,127	0,105
resorbirt	42 %	36,6 %

Versuche an Hund II. (Jejunum.)

Datum 1901.	20. Juni	22. Juni
Milchzucker	3 %	3 %
Eingefüllt	30	30
Ausgeflossen	8	9
Alkalescenz	1,0	1,1
Milchzucker eingefüllt	0,900	0,900
ausgeflossen	0,159	0,265
resorbirt	0,741	0,635
resorbirt	82 %	71 %
Wasser resorbirt	73 %	70 %

Anmerkung: 1- und 2%ige Lösungen wurden vollkommen resorbirt.

Versuche an Hund IV. (Jejunum.)

Datum 1901.	17. Dec.	19. Dec.
Milchzucker	3 %	3 %
Eingefüllt	30	30
Ausgeflossen	4,5	4,5
Alkalescenz	2,0	2,2
Milchzucker eingefüllt	0,900	0,900
ausgeflossen	0,18	0,122
resorbirt	0,72	0,778
resorbirt	80 %	86 %
Wasser resorbirt	85 %	85 %

Versuche an Hund V. (Jejunum.)

23. Juni 1902. Eingefüllt 21,2 ccm 5%ige Milchzuckerlösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 25 ccm; Vol. 30. α im 2 Dec.-Rohr + 3° 21,5′, im Ausgeflossenen 0,961, resorbirt 0,104 g Milchzucker.

Anm. Der Hund erbricht einige Zeit nach Einfüllung des Milchzuckers.

24. Juni 1902. Eingefüllt 22 ccm 5%ige Milchzuckerlösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 23,5 ccm; Vol. 40. α im 2 Dec.-Rohr 2° 41,5′, im Ausgeflossenen 1,02 g, resorbirt 0,080 g Milchzucker.

Versuch an Hund VI. (Ileum.)

23. Juni 1902. Eingefüllt 13,7 ccm 3%ige Milchzuckerlösung, nach 1/2 Stunde ausgeflossen 8,7 ccm; Vol. 20. α im 2 Dec.-Rohr 1° 44,5′, im Ausgeflossenen 0,332 g, resorbirt 0,079 g Milchzucker.

4. Ergebnisse dieser Versuche.

Von den drei Disacchariden wird am schnellsten der Rohrzucker, langsamer als dieser die Maltose und noch erheblich langsamer als beide der Milchzucker resorbirt.

Zum Vergleich von Rohrzucker und Maltose eignen sich nur die Versuche an Hund V und VI.

Es resorbirten in 1/2 Stunde

Hund V	Hund VI	Hund V	Hund VI
Rohrzucker		Maltose	
0,457	0,338	0,341	0,163
0,478	0,322	0,356	0,231
		0,280	

Milchzucker resorbirte Hund V in 1/2 Stunde 0,104 g und 0,080 g Hund VI 0,079 g.

1) Der Harn ist vor und 1—1 1/2 Stunde nach dem Versuche zuckerfrei.

Die langsamere Resorption von Milchzucker zeigen auch die Versuche von Hund I und IV.

Hund I resorbirte von Rohrzucker eine 1 %ige Lösung vollkommen und eine 2 %ige Lösung zu 74,8 %, von einer 1 %igen Milchzuckerlösung nur 37—42 %.

Hund IV resorbirte eine 3 %ige Rohrzuckerlösung vollkommen, eine 3 %ige Maltoselösung fast vollkommen, eine 3 %ige Milchzuckerlösung zu 80—86 %.

Aehnlich waren die Resultate, die Nagano[1]) an einer Fistel des Menschen erhalten hat. In derselben wurde eine 1 %ige Lösung von Rohrzucker und Maltose fast vollkommen resorbirt, eine 1 %ige Lösung von Milchzucker zu nur 22 %.

Die Resorption der drei Disaccharide ist im oberen Theile des Dünndarmes eine bessere als im unteren.

Hund IV resorbirte eine 3 %ige Lösung von Rohrzucker vollkommen, Hund III eine 2 %ige bis auf Spuren, aus einer 3 %igen den Zucker zu 83 bez. 84 %. Bei beiden war die Fistel dem oberen Theil des Darmes entnommen.

Hund I, mit der Fistel aus dem unteren Theile des Darmes, resorbirte nur eine 1 %ige Rohrzuckerlösung vollkommen, aus einer 2 %igen den Zucker zu 75 %.

Den Milchzucker resorbirte Hund IV aus einer 3 %igen Lösung zu 80 bez. 86 %, Hund II zu 71 bez. 92 %. Hund I vermochte nur aus einer 1 %igen Milchzuckerlösung 42 bez. 37 % des Zuckers aufzusaugen.

Die Resorption der Disaccharide ist eine langsamere als die der einfachen Zucker, welche aus ihnen durch Spaltung entstehen.

Hund I resorbirte eine 2 %ige Rohrzuckerlösung zu 75 %, eine 3 %ige Maltoselösung zu weniger als 90 %, eine 5 %ige zu weniger als 70 %, eine 1 %ige Milchzuckerlösung zu 36,6—42 %; dagegen vermochte er Glukose in 5 %iger Lösung vollständig, in 7,5 %iger Lösung noch zu 69 % zu resorbieren und von Galaktose resorbirte er eine 6 %ige Lösung vollkommen und von einer 7,5 %igen 83,5 %.

---

1) Beobachtungen an einer Thiry'schen Fistel beim Menschen. Mittheil. aus den Grenzgebieten der Medicin und Chirurgie Bd. 9 S. 393. 1902.

Hund II resorbirte eine 3%ige Lösung von Milchzucker zu 71—82%, dagegen Galaktose noch in 7,5%iger Lösung zu 95% und in 10%iger zu 80%.

Unsere Versuche bestätigen also die Angaben von Höber über die Unterschiede in der Resorptionsgeschwindigkeit von Rohrzucker und Milchzucker im Vergleich zu der des Traubenzuckers und der Galaktose; sie zeigen ferner in Uebereinstimmung mit Hédon, dass die Angabe von Waymouth Reid, nach welcher kein Unterschied zwischen Maltose und Traubenzucker bestehen soll, unzutreffend ist.

Ausser von der Beschaffenheit des Zuckers ist die Menge des resorbirten Zuckers anscheinend auch von der Concentration der eingefüllten Lösung abhängig. Sie nimmt innerhalb gewisser Grenzen mit der Concentration zu. Wenigstens weisen hierauf hin die Versuche mit Rohrzucker und Maltose bei Hund III, sowie die Maltoseversuche bei Hund I.

Auch die Resorption des Wassers ist abhängig von der Beschaffenheit des in den Darm eingefüllten Zuckers und bei demselben Zucker von der Concentration der eingefüllten Lösung.

Aus einer 1%igen Rohrzuckerlösung wird bei Hund I das Wasser vollkommen resorbirt, aus einer 1%igen Milchzuckerlösung nur zu 36—42%; bei Hund IV aus einer 3%igen Rohrzuckerlösung zu 93%, aus einer 3%igen Milchzuckerlösung zu 85%. Zwischen Rohrzucker und Maltoselösungen ist ein Unterschied in Bezug auf die Wasserresorption in den oben mitgetheilten Versuchen nicht erkennbar.

Der Einfluss der Concentration zeigt sich in den folgenden Versuchen. Bei Hund III wird aus einer 2%igen Rohrzuckerlösung 90%, aus einer 3%igen 83—85% Wasser resorbirt, aus einer 3%igen Maltoselösung 85%, aus einer 5%igen 61%. Bei Hund I wird aus einer 3%igen Maltoselösung 71%, aus einer 5%igen Maltoselösung 63% Wasser resorbirt. Analoge Beobachtungen wurden bei der Resorption der einfachen Zuckerarten gemacht[1]).

Die Secretion von Darmsaft wird unter normalen Verhältnissen durch Zuckerlösungen von den Concentrationen, die bei

---

1) Vgl. Nagano, a. a. O.

den bereits mitgetheilten und noch später zu erwähnenden Versuchen angewendet wurden, nämlich nicht mehr als 5 %igen, nicht merklich beeinflusst. Die in den Darm eingefüllte Zuckerlösung nimmt auch hier, wie in den Versuchen mit einfachen Zuckerarten alkalische Reactionen an.

Alkalescenz

der Flüssigkeit, welche sich 1 Stunde nach dem Einfüllen von 30 ccm Zuckerlösung im Darm der Vellafisteln findet, ausgedrückt in Kubikcentimetern 1/10 Normalsäure.

Hund	Datum 1901	Lösung	1 %	2 %	3 %	5 %
III.	13. u. 17. Juli	Rohrzucker	–	1,0	1,4	—
III.	23. Juli	"	—	—	0,9	—
IV.	11. Dezember	"	—	—	1,1	—
I.	26. u. 29. Juni	"	3,8	8,0	—	—
I.	27. Juni	"	4,8	—	—	—
III.	25. u. 26. Juli	Maltose	—	—	0,5	1,45
IV.	14. Dezember	"	—	—	1,1	—
I.	4. u. 17. Juli	"	—	—	11,6	11,5
I.	16. Juli	"	—	—	10,05	—
II.	20. Juni	Milchzucker	—	—	1,0	—
II.	22. Juni	"	—	—	1,1	—
I.	21. Juni	"	5,0	—	—	—
I.	22. Juni	"	7,0	—	—	—
IV.	17. December	"	—	—	2,0	—
IV.	19. December	"	—	—	2,2	—

Aber die Alkalescenz ist, wie die vorstehende Tabelle zeigt, gering; nur in den an Hund I angestellten Versuchen, besonders in den Maltoseversuchen vom 4.—17. Juli 1901 ist sie sehr erheblich. Hier befand sich die Schlinge bereits in einem katarrhalischen Zustande[1]). Ist der letztere sehr ausgebildet, wie dies bei Hund V der Fall war, so wird in Folge der gleichzeitigen Secretion die Wassermenge, welche während der Resorption des Zuckers aus dem Darme verschwindet, entsprechend geringer, ja es kann sogar eine Flüssigkeitsvermehrung eintreten (man vergleiche den Milchzuckerversuch an Hund V), unter Bedingungen, unter denen sich sonst das Wasservolumen vermindert. Trotzdem kann auch in diesen Fällen Zucker resorbirt werden.

---

1) Vgl. Nagano, a. a. O. S. 395.

B. Versuche an abgebundenen Darmschlingen.

1. Ueber die Resorptionsgeschwindigkeit des Zuckers aus Lösungen der Disaccharide.

Die Versuche über die Resorption von Rohrzucker, Maltose und Milchzucker in abgebundenen Darmschlingen wurden grösstentheils im Zusammenhang mit anderen Versuchen, die später besprochen werden sollen, angestellt. Das Nähere über diese Versuche ist aus den angehängten Protokollen zu ersehen.

Es seien zunächst zwei Versuche angeführt, bei denen in dieselbe Darmschlinge nach einander gleiche Mengen Rohrzucker und Maltose, beziehentlich Maltose und Rohrzucker, eingefüllt wurden.

Aus den 5%igen Lösungen wurden in den etwa 30 cm langen Darmschlingen resorbirt:

6. Mai 1902	im	Jejunum	95,0%	Rohrzucker	76,8%	Maltose[1])
	„	Ileum	52,4%	„ [1])	42,9%	„
10. Mai 1902	„	Jejunum	87,2%	„ [1])	64,0%	„
	„	Ileum	31,5%	„	40,0%	„ [1]).

In den vier Versuchen war die Resorption von Rohrzucker drei Mal besser als die der Maltose, im vierten wurde von der in den Darm zuerst eingefüllten Maltoselösung mehr resorbirt als von der Rohrzuckerlösung. Dieses Resultat kann aber darauf beruhen, dass die mit dieser Art der Versuchsanordnung verbundenen Schädigungen der Darmschlinge — wiederholtes Hervorziehen, Abkühlung u. A. — diesmal die Resorption des Rohrzuckers besonders ungünstig beeinflussten. Auch bei den später zu erwähnenden Versuchen wird man einigen aus der Reihe herausfallenden Versuchen begegnen.

Es seien dann die folgenden Versuche aufgeführt, bei denen jedes Mal nur ein Versuch mit Rohrzucker, Maltose oder Milchzucker in einer etwa 30 cm langen Darmschlinge des Jejunums und Ileums angestellt wurde.

---

1) Zuerst in die Schlinge eingefüllt.

Resorption von Rohrzucker
in etwa 30 cm langen Darmschlingen vom Hunde.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Eingefüllte Lösung	Rohrzucker resorbirt		
			Procent	absolut	in 1 Stde.
		Jejunum.			
3. April	(1/4 Stde.	40 ccm 5 %	33,3	0,666	2,664)
7. „	1/2 „	32 „ 5 %	55,0	0,880	1,760
13. Mai	1/2 „	50 „ 5 %	47,9	1,198	2,396
16. „	1/2 „	60 „ 5 %	43,3	1,301	2,602
25. „	1/2 „	60 „ 5 %	49,9	1,500	3,000
22. März	3/4 „	40 „ 5 %	89,8	1,796	2,395
21. „	(1 „	40 „ 5 %	98,1	1,962	1,962)[1])
10. Mai	1 „	50 „ 5 %	61,0	2,186	2,186
6. „	(1 „	50 „ 5 %	95,0	2,365	2,365)[2])
		Ileum.			
3. April	(1/4 Stde.	40 ccm 5 %	15,5	0,310	1,240)
7. „	1/2 „	32 „ 5 %	24,9	0,399	0,798
13. Mai	1/2 „	40 „ 5 %	13,8	0,276	0,552
16. „	(1/2 „	40 „ 5 %	2,5	0,050	0,100)
25. „	1/2 „	50 „ 5 %	19,4	0,486	0,972
22. März	1 „	38 „ 5 %	48,6	0,925	0,925
21. „	(1 „	38 „ 5 %	60,4	1,147	1,147
10. Mai	1 „	40 „ 5 %	31,5	0,630	0,630)[2])
6. „	(1 „	50 „ 5 %	52,4	1,310	1,310

Resorption von Maltose
in etwa 30 cm langen Darmschlingen vom Hunde

Datum 1902	Dauer der Resorption	Eingefüllte Lösung	Maltose resorbirt		
			Procent	absolut	in 1 Stde.
		Jejunum.			
14. Febr.	1 Stde.	30 ccm 3 %	100	0,900	0,900[3])
15. „	1 „	44 „ 3 %	74,5	0,976	0,976
14. April	(1/4 „	50 „ 5 %	11,9	0,298	1,190
15. „	1/2 „	36 „ 5 %	25,3	0,456	0,912
16. „	1/2 „	50 „ 5 %	35,7	0,893	1,786
25. Juli	1/2 „	50 „ 5 %	42,8	1,074	2,148
30. „	1/2 „	50 „ 5 %	42,2	1,056	2,112
18. Febr.	1 „	41,4 „ 5 %	54,5	1,128	1,128
19. „	1 „	33,3 „ 4,5 %	85,2	1,279	1,279
26. „	1 „	40 „ 5 %	62,2	1,244	1,244
10. Mai	(1 „	50 „ 5 %	61,0	1,538	1,538)[4])
6. „	1 „	50 „ 5 %	76,8	1,93	1,93

1) Minimalwerth.
2) Nach vorheriger Resorption von Maltose.
3) Minimalwerth.
4) Nach vorheriger Resorption von Maltose.

(Resorption von Maltose. Forts.)

Datum 1902	Dauer der Resorption	Eingefüllte Lösung	Maltose resorbirt		
			Procent	absolut	in 1 Stde.
		Ileum.			
14. Febr.	1 Stde.	30 ccm 3 %	62,5	0,561	0,561
15. "	40 Min.	35 " 3 %	39,7	0,417	0,417
14. April	(1/4 Stde.	50 " 5 %	19,12	0,234	0,936)
15. "	1/2 "	36 " 5 %	21,6	0,390	0,780
16. "	1/2 "	34,5 " 5 %	16,0	0,400	0,800
25. Juli	1/2 "	40 " 5 %	21,3	0,426	0,852
30. "	1/2 "	40,3 " 5 %	14,6	0,295	0,590
18. Febr.	1 "	33,5 " 5 %	36,5	0,611	0,611
19. "	1 "	30 " 4,5 %	27,3	0,368	0,368
26. "	1 "	37,3 " 5 %	31,4	9,582	0,582
10. Mai	1 "	40 " 5 %	40,0	0,800	0,800
6. "	(1 "	50 " 5 %	42,9	1,045	1,045)[1]

Resorption von Milchzucker in etwa 30 cm langen Darmschlingen vom Hunde.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Eingefüllte Lösung	Milchzucker resorbirt		
			Procent	absolut	in 1 Stde.
		Jejunum.			
22. Mai	1/2 Stde.	40 ccm 5 %	18,5	0,37	0,74
27. "	1/2 "	50 " 5 %	14,9	0,374	0,75
4. Juni	1/2 "	50 " 5 %	15,1	0,377	0,75
		Ileum.			
22. Mai	1/2 Stde.	30 ccm 5 %	8,5	0,13	0,26
27. "	1/2 "	40 " 5 %	7,2	0,144	0,29
4. Juni	1/2 "	36 " 5 %	6,6	0,12	0,24

Nach diesen Versuchen werden in ca. 30 cm langen Darmschlingen aus 4,5—5 % Lösungen in einer Stunde durchschnittlich[2]) resorbirt

	Jejunum.	Ileum.
Rohrzucker . . . , . .	2,39 g	0,95 g
Maltose	1,56 g	0,67 g
Milchzucker	0,75 g	0,26 g

1) Nach vorheriger Resorption von Maltose.

2) Zur Bildung der Mittelwerthe wurden aus leicht ersichtlichen Gründen die eingeklammerten Zahlen nicht verwendet.

Wie in den Versuchen mit Vellafisteln wird der Rohrzucker besser als die Maltose und diese besser als der Milchzucker resorbirt, auch zeigt sich wiederum, um wie viel besser für jeden dieser drei Zucker die Resorption im Jejunum ist als im Ileum.

Die Beziehung der Resorptionsgeschwindigkeit auf eine Darmschlinge von bestimmter Länge kann nur annähernd richtige Werthe geben, denn die Abmessung der Schlinge lässt sich aus verschiedenen Gründen, besonders auch wegen ihres unberechenbaren Contractionszustandes, nicht mit Genauigkeit ausführen. Wenn man nach dem Tode das benutzte Darmstück herausschneiden und messen will, so stösst man ebenfalls auf Schwierigkeiten, welche theils ebenfalls durch die Contraction, theils durch die Dehnbarkeit der Darmmuskulatur bedingt sind. Kratzt man die Schleimhaut ab, so erschlafft wohl die Muskulatur, und man ist häufig erstaunt über den Unterschied, welcher jetzt zwischen der Länge des Darmes und der Länge des Darmes im Leben besteht, aber den so erhaltenen Werth kann man auch nicht irgend wegen Vergleichen zu Grunde legen, da auch jetzt noch die Muskulatur dehnbar ist und sich eine Dehnung bei den mit dem Abkratzen verbündenen Handgriffen nicht vermeiden lässt.

Man kann nun auch die resorbirten Zuckermengen auf das Gewicht der Schleimhaut beziehen. Diese lässt sich leicht mit einem stumpfen Instrumente, z. B. der langen Seite eines Objectträgers, abkratzen und ohne wesentliche Verluste gewinnen. Aber auch das erscheint nicht ganz einwandsfrei. Das Gewicht der Schleimhaut kann beeinflust werden durch einen wechselnden Gehalt an Blut, Lymphe, Leukocyten u. A. Tödtet man, wie dies in unseren Versuchen geschah, die Hunde durch Verbluten, so kann, zumal sich bei der eintretenden Anämie die kleinen Gefässe zusammenziehen, wenigstens der Einfluss einer wechselnden Blutfüllung zum grössten Theil ausgeschaltet werden.

Um eine Vorstellung zu geben von der Unsicherheit der Abmessung der Darmschlinge am lebenden Thiere und von den Gewichtsschwankungen der Schleimhaut sind auf der folgenden Tabelle die Werthe angegeben für die Länge, welche die Muskulatur einer im Leben 30 cm langen Schlinge des Jejunums und Ileums nach Entfernung der Schleimhaut zeigte, sowie die Gewichte der zugehörigen Schleimhaut.

Länge und Schleimhautgewicht von Jejunum- und Ileumschlingen.

Datum	Jejunum		Ileum		Versuche mit Resorption von
	Länge einer 30 cm langen Darmschlinge nach Entfernung der Schleimhaut	Gewicht der Schleimhaut einer 30 cm langen Darmschlinge	Länge einer 30 cm langen Darmschlinge nach Entfernung der Schleimhaut	Gewicht der Schleimhaut einer 30 cm langen Darmschlinge	
21. März	—	20,3	—	14,5	
22. „	—	22,4	—	13,0	Rohrzucker
3. April	35	23,0	47	13,3	
7. Mai	30	17,0	40	10,0	
13. „	35	26,0	38	13,0	
16. „	20	20,0	27	10,0	
25. „	36	29,0	36	13,5	
15. Febr.	—	16,1	—	9,3	Maltose
18. „	—	15,8	—	10,5	
19. „	—	12,7	—	5,8	
26. „	—	18,3	—	10,8	
14. April	40	19,2	35	15,5	
15. „	28	13,5	35	10,0	
16. „	24	19,3	24	9,3	
25. Juli	42	31,5	36	18,0	
22. Mai	32	19,5	37	10,5	Milchzucker
27. „	37	28,5	33	8,0	
4. Juni	36	17,5	35	9,0	

In den allermeisten Fällen ist der Darm nach Entfernung der Schleimhaut länger, zuweilen sehr erheblich länger als im Leben. Zwischen der Länge des so gemessenen Darmes und dem Gewicht seiner Schleimhaut besteht kein constantes Verhältniss. Aber das Eine zeigen diese Zahlen mit vollster Deutlichkeit, dass das Gewicht der Schleimhaut im Verhältniss zur Länge im Jejunum ausnahmslos ein bei Weitem grösseres ist als im Ileum.

Es ist dies zum Theil bedingt durch den verschiedenen Durchmesser des Jejunums und Ileums, zum Theil durch die stärkere Entwicklung der Schleimhaut in ersterem.

Wie man sieht, hat man bei Resorptionsversuchen am Dünndarm die Lage der Schlinge — ob Jejunum oder Ileum — zu beachten; man wird ferner wegen der grossen individuellen Unterschiede und der sonst möglichen Versuchsfehler nur dann zu annähernd richtigen Durchschnittswerthen gelangen, wenn man eine hinreichend grosse Zahl von Versuchen anstellt. In vielen Fällen ist es zweckmässiger, an Hunden mit Vellafisteln zu arbeiten.

Die von uns für die Resorptionsgeschwindigkeit der Disaccharide angegebenen Zahlen haben also durchaus nicht die Bedeutung von allgemein gültigen Mittelwerthen, sie sollen nur ungefähr die Unterschiede zeigen, welche unter annähernd gleichen Bedingungen bei der Resorption von Rohrzucker, Maltose und Milchzucker beobachtet wurden.

Diese Unterschiede treten nun nicht nur hervor, wenn man die resorbirten Mengen auf Darmschlingen von gleicher Länge bezieht, sondern auch, wenn man sie auf gleiche Gewichtsmengen ihrer Schleimhaut berechnet.

Resorption von Rohrzucker, berechnet für 1 Stunde auf 1 g Schleimhaut.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum			Ileum		
		Gewicht der Schleimhaut	Rohrzucker resorb.		Gewicht der Schleimhaut	Rohrzucker resorb.	
			absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut		absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut
3. April	(1/4 Stunde	23,0	0,666	0,116	13,3	0,310	0,093)
7. „	1/2 „	17,0	0,888	0,103	10,0	0,399	0,079
13. Mai	1/2 „	26,0	1,198	0,092	(13,0	0,276	0,042)
16. „	1/2 „	20,0	1,301	0,130	(10,0	0,050	0,010)
25. „	1/2 „	29,0	1,500	0,103	13,5	0,486	0,072
22. März	3/4 „	22,4	1,796	0,107	13,0[1])	0,925	0,071
21. „	(1 „	20,3	1,962	0,096)[2])	14,5	0.147	0,079
10. Mai	1 „	19,5	2,186	0.115	(10,0	0,630	0,068)[3])

Resorption von Maltose, berechnet für 1 Stunde auf 1 g Schleimhaut.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum			Ileum		
		Gewicht der Schleimhaut	Maltose resorbirt		Gewicht der Schleimhaut	Maltose resorbirt	
			absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut		absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut
14. April	(1/4 Stunde	19,2	0,298	0,062	15,5	0,234	0,060)
15. „	1/2 „	13,5	0,456	0,067	10,0	0,390	0,078
16. „	1/2 „	19,8	0,893	0,092	9,3	0,400	0,086
25. Juli	1/2 „	31,5	1,074	0,068	18,0	0,426	0,047
30. „	1/2 „	21,0	1,056	0,100	12,5	0,295	0,047
10. Mai [4])	(1 „	19,0	1,538	0,081)	10,0	0,800	0,080
26. Februar	1 „	18,3	1,244	0,068	10,8	0,582	0,054
18. „	1 „	15,8	1,128	0,071	10,5	0,611	0,058
19. „	1 „	12,7	1,279	0,100	5,8	0,368	0,063

1) Dauer der Resorption 1 Stunde. 2) Minimalwerth. 3) Nach vorheriger Resorption von Maltose. 4) Nach vorheriger Resorption von Rohrzucker.

Resorption von Milchzucker
berechnet für 1 Stunde auf 1 g Schleimhaut.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum			Ileum		
		Gewicht der Schleimhaut	Milchzucker resorb.		Gewicht der Schleimhaut	Milchzucker resorb.	
			absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut		absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut
22. Mai	1/2 Stde.	19,5	0,370	0,019	10,5	0,13	0,012
27. "	1/2 "	28,5	0,374	0,013	8,0	0,14	0,018
4. Juni	1/2 "	17,5	0,377	0,021	9,0	0,12	0,013

Es werden im Mittel dieser Versuche aus 4,5—5 %igen Zuckerlösungen in einer Stunde von 1 g Schleimhaut resorbirt:

	Jejunum	Ileum
Rohrzucker	0,108 g	0,075 g
Maltose	0,084 g	0,064 g
Milchzucker	0,018 g	0,014 g

Aber noch ein Weiteres lehren diese Zahlen. Wenn man die resorbirten Mengen auf die Längeneinheit der Darmschleimhaut bezieht, so könnte es scheinen, als ob die Unterschiede der Resorptionsgeschwindigkeiten im Jejunum und Ileum nur auf der verschiedenen Grösse der Darmoberfläche und der verschiedenen Entwicklung der Schleimhaut beruhen. Die letzten Tabellen aber zeigen uns, dass auch Unterschiede in der Leistungsfähigkeit der Schleimhaut selbst bestehen; denn 1 g Schleimhaut aus dem Jejunum saugt mehr Zucker, sei es Rohrzucker, Maltose oder Milchzucker, auf als 1 g Schleimhaut aus dem Ileum. Ein weiterer Unterschied wird sich auch im folgenden Abschnitt zeigen.

Bevor wir zu diesem übergehen, sei kurz eine andere Frage gestreift.

Es finden sich in der Literatur einige Angaben, welche uns eine Vorstellung von der Menge Rohrzucker geben, die der Darm nach der Eingabe per os in 24 Stunden zu resorbiren vermag.

Nach Hoppe-Seyler[1]) resorbirt ein Hund von 5 bis 6,5 kg 100 bis 200 g Rohrzucker, ohne dass Zucker im Koth und Urin nachweisbar ist.

1) Virchow's Archiv Bd. 10 S. 144. 1856.

In einem Versuch von Rubner[1]) schied ein Hund von 6 kg nach Aufnahme von 80 bis 110 g Rohrzucker 3 bis 6 g Zucker, zum Theil in Form von Invertzucker, durch den Harn aus.

Seegen[2]) beobachtete bei 7 bis 11 kg schweren Hunden nach Fütterung von 100 bis 120 g Rohrzucker eine geringe Menge Invertzucker im Harn.

Nach W. Müller[3]) wurden von einem 73 kg schweren Menschen nach Genuss von 250 g Rohrzucker nur 1,81 g durch den Harn ausgeschieden.

Wenn in allen diesen Fällen kein Zucker im Darm durch Bakterien zerstört wurde, so würden die im Darm resorbirten Mengen sehr erhebliche sein.

Vergleichen wir nun hiermit die Werthe, die wir für die Resorption des Rohrzuckers im Dünndarm fanden. Wir haben bestimmt die Menge Rohrzucker, welche 1 g Schleimhaut in einer Stunde in einer Schlinge des Jejunums und Ileums resorbirt, und hierbei gefunden, dass die Resorption in ersterer eine erheblich grössere ist als in letzterer. Wir dürfen wohl annehmen, dass die Abnahme der Resorption im Dünndarm von oben nach unten eine stetige ist, so dass wir als mittleres Resorptionsvermögen das Mittel der von uns für das Jejunum und Ileum gefundenen Werthe betrachten können. Multipliciren wir dieses mit dem Gewicht der Gesammtschleimhaut, so erhalten wir die Menge Zucker, welche der Dünndarm in einer Stunde aus einer 4 bis 5 %igen Rohrzuckerlösung zu resorbiren vermag. Wir erhielten folgende Zahlen:

Versuch 1902	Gewicht	Länge[4])	Dünndarmlänge[5])	Gewicht der Schleimhaut	Rohrzucker resorbirt in 1 Stunde von	
	des Hundes				1 g Schleimhaut	Gesammtschleimhaut
13. Mai	10,7 kg	76 cm	273 cm	139 g	(0,067 g	9,3)
16. „	13,1 „	85 „	347 „	172 „	(0,070 „	12,0)
25. „	10,7 „	82 „	332 „	223 „	0,087 „	19,4

1) Zeitschr. f. Biol. Bd. 19 S. 354. 1883.
2) Dieses Archiv Bd. 37 S. 342. 1885.
3) Ebenda Bd. 34 S. 584. 1884.
4) Von der Spitze der Schnauze bis zur Schwanzwurzel.
5) Nach Abkratzen der Schleimhaut.

Die Zahlen für die Versuche vom 13. und 16. Mai sind wegen der abnorm niedrigen Werthe für die Resorption im Ileum Minimalwerthe. Immerhin würde nach diesen ein Hund von 10 kg in 24 Stunden etwa 250 g Rohrzucker resorbiren können. Nach den Werthen des Versuches vom 25. Mai würde das Resorptionsvermögen ein doppelt so grosses sein. Nun wird ja die Resorption während 24 Stunden nicht immer auf derselben Höhe bleiben wie in unseren nur eine Stunde währenden Resorptionsversuchen. Wir können aber doch den Schluss ziehen, dass die Concentration der Zuckerlösungen im Darm nicht höher als 5 % zu sein braucht, damit aller Zucker, der bei der Eingabe vom Munde aus im Darme verschwindet, von der Dünndarmschleimhaut resorbirt wird.

Aehnliches gilt auch für die Maltose.

Versuche 1902	Gewicht des Hundes	Länge des Körpers	Dünndarm-Länge	Dünndarm-Schleimhaut	Maltose resorbirt in 1 Stunde von	
					1 g Schleimhaut	Gesammt-Schleimhaut
15. April	9,0 kg	77 cm	253 cm	90,5 g	0,072 g	6,5 g
16. „	11,2 „	72 „	331 „	173,0 „	0,089 „	15,4 „
25. Juli	11,2 „	82 „	304 „	216,5 „	0,057 „	12,3 „
30. „	9,2 „	—	287 „	142,5 „	0,073 „	10,4 „

Eine Concentration von 4 bis 5 % genügt, damit ein Hund in 24 Stunden 200 bis 300 g Maltose im Dünndarm resorbirt.

2. Ueber die Resorption des Wassers aus Lösungen der Disaccharide.

In den Versuchen an Hunden mit Vellafisteln hatten wir an einigen Beispielen gesehen, dass bei Einfüllung einer gleichstarken Lösung der drei Disaccharide in der Resorption des Wassers ähnliche Unterschiede hervortreten wie in der Resorption des Zuckers, dass also beide bis zu einem gewissen Grade abhängig von einander sind.

Durch die Versuche an abgebundenen Darmschlingen lässt sich dieses Beobachtungsmaterial noch vergrössern.

In den folgenden Tabellen sind die Mengen des Wassers verzeichnet, welche aus den 5 %igen Lösungen in einer etwa 30 cm langen Darmschlinge während der Versuchsdauer resorbirt wurden. Zugleich wurde mit Hülfe der auf den Tabellen S. 551 u. 552 angegebenen Schleimhautgewichte berechnet, wie viel Wasser von 1 g Schleimhaut in einer Stunde resorbirt wird.

Resorption von Wasser
aus 5 %iger Rohrzuckerlösung in ca. 30 cm langen Darmschlingen von 1 g Schleimhaut.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum			Ileum		
		Eingefüllte Menge	Wasser resorbirt		Eingefüllte Menge	Wasser resorbirt	
			absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut		absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut
3. April	(1/4 Stunde	40	15	2,61	40	10	3,00)
7. „	1/2 „	32	16,5	1,94	32	15	3,00
13. Mai	1/2 „	50	24	1,85	(40	15	2,31)
16. „	1/2 „	60	27	2,70	(40	16	1,20)
25. „	1/2 „	60	32	2,20	50	23	3,41
22. März	3/4 „	40	34	2,02	38	26	2,00
21. „	(1 „	40	40	1,97[1])	38	27	1,86
10. Mai	1 „	50	43	2,27	(40	23	2,30)[1])

Resorption von Wasser
aus 5 %iger Maltoselösung in ca. 30 cm langen Darmschlingen von 1 g Schleimhaut.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum			Ileum		
		Eingefüllte Menge	Wasser resorbirt		Eingefüllte Menge	Wasser resorbirt	
			absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut		absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut
14. April	(1/4 Stde.	50	15,0	3,13	—	—	—)
15. „	1/2 „	36	12	1,77	36	13	2,60
16. „	1/2 „	50	19	1,97	50	15,5	3,32
25. Juli	1/2 „	50	23,5	1,50	40	14,0	1,56
30. „	1/2 „	50	23,5	2,24	40,3	15,3	2,45
10. Mai	(1 „	50	32	1,68)[2])	40	20,5	2,05
18. Febr.	1 „	41,4	23,9	1,51	33,5	18,5	1,76
19. „	1 „	33,3	28 3	2,23	30,0	17,0	2,93
26. „	1 „	40,0	27,0	1,47	37,3	18,8	1,74

1) Minimalwerth nach vorangegangener Resorption von Maltose.

2) Nach vorangegangener Resorption von Rohrzucker.

Resorption von Wasser
aus 5%iger Milchzuckerlösung in ca. 30 cm langen Darmschlingen
von 1 g Schleimhaut.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum			Ileum		
		Eingefüllte Menge	Wasser resorbirt		Eingefüllte Menge	Wasser resorbirt	
			absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut		absolut	in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut
22. Mai	½ Stde.	40	12	0,61	30	9,8	0,93
27. „	½ „	50	15	0,52	40	13	1,63
4. Juni	½ „	50	11,5	0,66	36	11	1,22

Im Mittel aus diesen Versuchen ergibt sich: Von 1 kg Schleimhaut werden die folgende Anzahl Kubikcentimeter Wasser resorbirt in 1 Stunde aus 5%igen Lösungen

	im Jejunum	Ileum
von Rohrzucker . . .	2,16	2,56
„ Maltose	1,81	2,30
„ Milchzucker . . .	0,60	1,26

Ebenso wie der Zucker, wird also auch das Wasser aus Rohrzuckerlösungen schneller resorbirt als aus Lösungen von Maltose oder gar Milchzucker. Während aber der Zucker im Jejunum besser resorbirt wird als im Ileum, wird umgekehrt das Wasser im Ileum besser aufgesaugt als der Zucker.

Um die Beziehung zwischen der Resorption von Zucker und Wasser unmittelbar zum Ausdruck zu bringen, wurde berechnet, wieviel Zucker mit 100 Theilen Wasser resorbirt wurde.

(Siehe die Tabellen S. 557.)

Im Mittel wurden auf 100 ccm Wasser resorbirt:

	im Jejunum	Ileum
Rohrzucker . . .	5,0	3,8
Maltose	4,5	2,9
Milchzucker . . .	3,0	1,15

Im Jejunum wurde also der Rohrzucker annähernd ohne Concentrationsänderung resorbirt, die in den Darm eingefüllte Lösung war 5%ig, die Concentration der resorbirten Flüssigkeit schwankte zwischen 4,4% und 5,3%. Bei der Maltoselösung war

Verhältniss zwischen Resorption von Wasser und Rohrzucker.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum Resorbirt a Rohrzucker	Jejunum Resorbirt b Wasser	Jejunum $\frac{100 \cdot a}{b}$	Ileum Resorbirt a Rohrzucker	Ileum Resorbirt b Wasser	Ileum $\frac{100 \cdot a}{b}$
3. April	(1/4 Stunde	0,666	15	4,4	0,310	10	3,1)
7. "	1/2 "	0,880	16,5	5,3	0,399	15	2,6
13. Mai	1/2 "	1,198	24,0	5,0	(0,276	15	1,8)
16. "	1/2 "	1,301	27,0	4,8	—	—	—
25. "	1/2 "	1,500	32,0	4,7	0,486	23	2,1
22. März	3/4 "	1,794	34	5,3	0,935	26	3,5
21. "	(1 "	1,962	40	4,9)	1,147	27	4,2
10. Mai	1 "	2,186	43	5,1	(0,630	23	2,7)

Verhältniss zwischen Resorption von Wasser und Maltose.

Datum 1802	Dauer der Resorption	Jejunum Resorbirt a Maltose	Jejunum Resorbirt b Wasser	Jejunum $\frac{100 \cdot a}{b}$	Ileum Resorbirt a Maltose	Ileum Resorbirt b Wasser	Ileum $\frac{100 \cdot a}{b}$
14. April	(1/4 Stunde	0,298	15	2,0)	—	—	—
15. "	1/2 "	0,456	12	3,8	0,390	13	3,0
16. "	1/2 "	0,893	19	4,7	0,400	15,5	2,6
25. Juli	1/2 "	1,074	23,5	4,5	0,426	14,0	3,4
30. "	1/2 "	1,056	23,5	4,5	0,295	15,3	1,9
10. Mai	(1 Stunde	1,538	32	4,8)	0,800	20,5	3,9
18. Febr.	1 "	1,128	23,9	4,7	0,611	18,5	3,3
19. "	1 "	1,279	28,3	4,5	0,368	17,0	2,2
26. "	1 "	1,244	27,0	4,5	0,582	18,8	3,1

Verhältniss zwischen Resorption von Wasser und Milchzucker.

Datum 1902	Dauer der Resorption	Jejunum Resorbirt a Milchzucker	Jejunum Resorbirt b Wasser	Jejunum $\frac{100 \cdot a}{b}$	Ileum Resorbirt a Milchzucker	Ileum Resorbirt b Wasser	Ileum $\frac{100 \cdot a}{b}$
22. Mai	1/2 Stunde	0,37	12	3,1	0,13	9,8	1,3
27. "	1/2 "	0,374	15	2,5	0,144	13	1,1
4. Juni	1/2 "	0,377	11,5	3,3	0,120	11	1,1

die Concentration der resorbirten Lösung ein wenig niedriger. Lässt man den einen Werth von 3,8 unberücksichtigt, so lag dieselbe zwischen 4,5 und 4,7. Aus der Milchzuckerlösung wurde dagegen

das Wasser erheblich schneller resorbirt, eine 5 % ige Milchzuckerlösung wurde eingeführt, in 3 % iger Lösung trat der Zucker in die Darmschleimhaut ein.

Das relativ hohe Wasserresorptionsvermögen des Ileums zeigt sich in den kleineren Coëfficienten (s. Tabellen), auch hier erfolgt die Resorption des Rohrzuckers unter Resorption einer meist etwas kleineren Menge von Wasser als bei der Resorption von Maltose. Die gleichzeitig mit dem Milchzucker resorbirten Mengen Wasser sind noch erheblich grösser.

Aus den mitgetheilten Versuchen ist Folgendes zu ersehen:

1. Die Resorptionsgeschwindigkeit der Disaccharide ist geringer als diejenige der einfachen Zucker, welche aus ihnen durch Spaltung entstehen.

2. Sowohl im Jejunum wie im Ileum wird der Rohrzucker etwas schneller als die Maltose und letztere erheblich schneller als der Milchzucker aufgesaugt.

3. Bei der Resorption von Rohrzucker verschwindet sowohl im Jejunum wie Ileum mit gleichen Mengen Zucker etwas weniger Wasser als bei Resorption von Maltose; bei der Resorption von Milchzuckerlösungen wird im Verhältniss zum Zucker bei Weitem mehr Wasser aufgenommen als bei der Resorption von Rohrzucker und Maltose. Auf die Unterschiede zwischen Rohrzucker und Maltose wollen wir jedoch aus Gründen, auf die wir zur Zeit nicht näher eingehen können, keinen zu grossen Werth legen.

4. Auch bei der Resorption der Disaccharide bestehen ebenso wie bei der Resorption der Monosaccharide [1]) sehr wesentliche Unterschiede in der Leistungsfähigkeit des Jejunums und Ileums. Sie sind zum Theil bedingt durch die verschiedenen Dimensionen beider Darmabschnitte und die verschiedene Mächtigkeit ihrer Schleimhaut, zum Theil aber auch durch functionelle Verschiedenheiten der letzteren. Denn gleiche Gewichtsmengen der Schleimhaut resorbiren im Jejunum mehr Zucker als im Ileum, dagegen Wasser — wenigstens bei der Resorption von Zuckerlösungen — im Jejunum weniger als im Ileum.

---

1) Vgl. Nagano a. a. O.

II. Ueber die Spaltung der Disaccharide durch die Enzyme des Dünndarms.

Im vorhergehenden Abschnitte wurde unter Anderem gezeigt, dass 4,5- bis 5 %ige Lösungen von Rohrzucker und Maltose im Jejunum annähernd ohne Concentrationsänderung aufgesaugt werden. Diese Thatsache erscheint sehr auffallend, wenn man sie mit ähnlichen Beobachtungen vergleicht, die an Kochsalzlösungen sowie an Lösungen einfacher Zuckerarten gemacht worden sind. Schon Heidenhain und Gumilewski [1]) und später Höber [2]) fanden, dass eine hypertonische Kochsalzlösung durch schnellere Resorption des Salzes, eine hypotonische durch schnellere Resorption des Wassers während des Resorptionsvorganges der Isotonie zugeführt werden, dass dagegen aus einer mit dem Blute isotonischen Lösung Salz und Wasser in gleichem Verhältniss resorbirt werden. Entsprechend wie das Kochsalz verhält sich nach O. Cohnheim [3]) der Traubenzucker und verhalten sich nach Nagano [4]), soweit man dies nach dem noch spärlichen Beobachtungsmaterial beurtheilen kann, auch andere einfache Zuckerarten.

Im Widerspruch hiermit würde das Verhalten der Rohrzucker- und Maltoselösungen stehen. Einer dem Blutserum isotonischen Lösung — Δ 0,57 bis 0,63 — entspräche eine 10,5 bis 11,6 %ige Lösung der Disaccharide. Die ohne Concentrationsänderung resorbirte Lösung von Rohrzucker und Maltose war aber nur halb so stark.

Dieser Widerspruch würde sich jedoch aufklären, wenn sich nachweisen liesse, dass die Disaccharide vor ihrer Resorption völlig gespalten werden. Denn dann würde sich die Zahl der Moleküle verdoppeln, und aus der halb isotonischen Lösung würde die isotonische entstehen.

Bekannt ist, dass die Darmschleimhaut ein Invertin enthält, welches den Rohrzucker spaltet, eine Maltase, durch welche die Maltose zerlegt wird, und zum Mindesten beim Säugling auch eine Lactase zur Zerlegung des Milchzuckers. Es sind auch eine Reihe von Versuchen darüber angestellt worden, ob diese Enzyme

1) Dieses Archiv Bd. 39 S. 583. 1886.
2) Ebenda Bd. 70 S. 624. 1898.
3) Zeitschr. f. Biolog. Bd. 36 N. F. 18 S. 129.
4) a. a. O.

von der Darmschleimhaut secernirt werden und schon im Darmlumen zur Wirkung gelangen. Aber dieselben reichen nicht aus, um eine Vorstellung zu gestatten von dem Umfange, in welchem die Disaccharide bei ihrer Resorption gespalten werden.

War es schon aus diesem Grunde von Interesse, die Spaltung der Disaccharide durch die erwähnten Enzyme im Darmcanal einer erneuten Untersuchung zu unterwerfen, so kam noch eine zweite Erwägung hinzu. Wie sollte man sich die Verschiedenheit in der Resorptionsgeschwindigkeit erklären, vor Allem die so viel langsamere Resorption des Milchzuckers? Erinnert man sich, dass die einfachen Zucker schneller aufgesaugt werden als die Disaccharide, so hat man mit der Möglichkeit zu rechnen, dass die Unterschiede in der Resorptionsgeschwindigkeit dadurch zu Stande kommen, dass die enzymatische Spaltung mit verschiedener Geschwindigkeit erfolgt. Unter sonst gleichen Bedingungen wird das Disaccharid um so schneller aus dem Darme verschwinden, je schneller es in die zugehörigen einfachen Zucker gespalten wird. Es ist also von Interesse, festzustellen, ob eine Beziehung besteht zwischen der Stärke der enzymatischen Spaltung und der Resorptionsgeschwindigkeit der Disaccharide im Dünndarm.

Mit der Resorption der Disaccharide wurde desshalb in den bereits erwähnten Versuchen gleichzeitig untersucht: 1. die Spaltung der Disaccharide innerhalb des Darmcanals, 2. die Spaltung der Disaccharide durch Extracte der Darmschleimhaut.

A. Die Spaltung der Disaccharide innerhalb des Darmcanals.

Die Zerlegung, welche die Disaccharide vor ihrer Resorption durch die betreffenden Enzyme im Darmcanal erfahren, wurde in verschiedener Weise untersucht:

Erstens wurde bei Hunden mit Vellafistel Darmsaft aufgefangen und mit den Zuckerlösungen digerirt;

zweitens wurde die Zuckerlösung in den Darm eingefüllt und, bevor sie vollkommen resorbirt worden war, wieder herausgelassen. War, wie anzunehmen, während der Zeit, in der sich die Zuckerlösung im Darme befand, ein Ferment in dieselbe hinein secernirt worden, so musste sich dies erkennen lassen an der bereits im Darm eingetretenen Spaltung des Zuckers sowie durch die Umwandlung, welche die Zuckerlösung bei weiterer Digestion ausserhalb des Darmes erfuhr.

Zur Gewinnung des Darmsecretes wurde in derselben Weise wie bei den Resorptionsversuchen die eine Fistelöffnung mit dem Gummiballon verschlossen und in die andere die Tamponcanüle eingelegt.

Die Schlinge aus dem oberen Theil des Darmes (Hund II) secernirte eine gelbliche, durch reichlichen Gehalt an gequollenen Zellen schleimige, schwach alkalisch reagirende Flüssigkeit[1]). Das Secret von Hund IV war ebenfalls gelblich, aber etwas dünnflüssiger und enthielt weniger schleimige Massen.

Das Secret von Hund I, aus dem unteren Theile des Darmes, war dünnflüssig, fast farblos, enthielt wenig Flocken und reagirte stark alkalisch.

Die Menge des Secretes, welches spontan abtropfte, war gering. Sie nahm während und unmittelbar nach dem Fressen etwas zu. Um bei Hund IV die für den Versuch erforderliche Menge zu erhalten, wurde dem seit 20 Stunden nicht gefütterten Hunde ein Stück Fleisch gezeigt und ab und zu ein solches zu fressen gegeben. Er secernirte dann 2—3 ccm in der Stunde. Diese Beobachtungen stehen ebenso wie die von uns an einer menschlichen Darmfistel gemachten Beobachtungen in einem gewissen Widerspruch zu den Angaben von N. P. Schepowalnikow[2]), nach denen der Darmsaft in Eintritt und Verlauf der Secretion keine Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme zeigen und nur durch locale Erregung reflectorisch erregt werden soll.

Die Fistel von Hund V befand sich in einem Zustande der Hypersecretion. Sie secernierte dauernd eine farblose, trübe Flüssigkeit, die spärliche Schleimflocken enthielt. Nach Einlegung des Ballons wurden z. B. am 20. Juni 1902 innerhalb einer Stunde 5,2 ccm abgesondert.

1. Rohrzucker.

a) Wirkung des Darmsaftes auf Rohrzucker.

Die Inversion des Rohrzuckers durch das Secret der Darmschleimhaut ist von verschiedenen Forschern beobachtet worden. Die Angaben über die Stärke dieser Wirkung sind aber nur ganz allgemein gehalten. Vella[3]) sagt, dass „durch den Darmsaft der

---

1) Siehe F. Röhmann a. a. O.

2) Jahresber. der Thierchemie Bd. 29 S. 378.

3) Moleschott, Untersuchungen z. Naturlehre Bd. 13 S. 62. 1888.

Rohrzucker fast augenblicklich in Traubenzucker umgewandelt wird". Nach Bastianelli[1]) „invertirt der Saft einer Thiry'schen Fistel den Rohrzucker rasch. Schon (!) nach 30 Minuten erhält man starke Reduction" in der 25 %igen Rohrzuckerlösung. F. Röhmann[2]) fand den Darmsaft bei einem Hunde, dessen Schlinge dem mittleren Theile des Darmes entnommen war, nur schwach wirksam und vermisste die Inversion im unteren Theile des Dünndarms ganz. Die Mengen Rohrzucker, welche der Darmsaft innerhalb einer bestimmten Zeit zu invertiren vermag, wurden in allen diesen Versuchen nicht bestimmt.

Nur bei A. H. Tubby und T. D. Manning[3]), welche an einer Darmfistel des Menschen die Eigenschaften des Darmsaftes studirten, sind einige solche Versuche zu finden. Dieselben sind aber nicht einwandsfrei, da zu den Proben, die 3—4 Tage standen, kein Antisepticum hinzufügt und die Keimfreiheit durch Abimpfen nicht controlirt wurde. Ueberdies rührte die beobachtete Inversion, wie diese Forscher sehr bemerkenswerther Weise fanden, nicht vom Darmsaft selbst her, sondern vom Schleim, der sich auf den Schwämmen — sie liessen dieselbe zur Gewinnung des Darmsaftes 12—24 Stunden in der Fistel liegen — angesammelt hatte. Der Darmsaft selbst war ohne Wirkung auf Rohrzucker. In dem Falle von Thiry'scher Fistel am Menschen, den der Eine von uns beschrieben hat, invertirte der Darmsaft auch nur ausserordentlich schwach.

Ein mit dem Darmsaft von Hund IV, also mit dem Darmsaft einer Jejunumschlinge ausgeführter Versuch verlief folgendermaassen:

3 ccm Darmsaft, die innerhalb einer Stunde secernirt worden waren, wurden mit 30 ccm einer 2 %igen Rohrzuckerlösung und 1 ccm Toluol 1 Stunde bei 40° C. gehalten. Hierauf wurde die Flüssigkeit zur Entfernung des Eiweisses mit essigsaurem Natrium und Eisenchlorid aufgekocht, auf 100 ccm aufgefüllt und filtrirt. Die Trommer'sche Probe war nur sehr schwach; es wurden desshalb 75 ccm der Flüssigkeit auf 25 ccm eingeengt und unter Anwendung von 5 ccm Knapp'scher Lösung titrirt. Es ergab sich, dass sich im Ganzen 0,056 g Invertzucker gebildet hatten. Diese

1) Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre Bd. 14 S. 152. 1892.
2) a. a. O.; siehe auch L. B. Mendel, dieses Arch. Bd. 63 S. 434. 1896.
3) Guy's Hospital Reports vol. 48 p. 271. 1891.

Menge ist ausserordentlich gering, wenn man bedenkt, dass in derselben Schlinge während 1 Stunde 0,9 g Rohrzucker resorbirt wurden.

Der Darmsaft von Hund V, der ebenfalls dem Jejunum — allerdings einem nicht mehr ganz normalen — entstammte, invertirte nur minimal: 2,6 ccm wurden mit 1 g Rohrzucker, der in 30 ccm Wasser gelöst war, 1 Stunde bei 40° C. digerirt. Die Flüssigkeit wurde mit essigsaurem Eisen aufgekocht und auf 60 ccm aufgefüllt; vom Filtrat waren mehr als 16 ccm zur Reduction von 1 ccm Fehling'scher Lösung erforderlich; in einem zweiten analogen Versuche wurden etwa 0,015 g Invertzucker gebildet.

Nach diesen Versuchen scheint der spontan abgesonderte Darmsaft auch im Jejunum nur sehr wenig Invertin zu enthalten.

b) Ueber die Spaltung des Rohrzuckers bei seinem Verweilen im Darm und bei weiterer Digestion der in den Darm eingefüllten und wieder herausgelassenen Flüssigkeit ausserhalb des Darmes.

Ueber das Verhalten des Rohrzuckers im Darm der Hunde mit Vellafisteln wurden nur wenige Beobachtungen angestellt.

Versuch vom 29. Juni 1901.

In die Darmschlinge von Hund I wurden 30 ccm einer 2%igen Rohrzuckerlösung eingefüllt; nach einer Stunde sind noch 8 ccm unresorbirt. Die Lösung wird mit essigsaurem Eisen vom Eiweiss befreit; sie reducirt nur minimal. Sie dreht rechts entsprechend einem Gehalt von 0,15 g Rohrzucker.

Versuch vom 22. Mai 1901.

In die Darmschlinge von Hund I werden 30 ccm einer 1%igen Rohrzuckerlösung eingefüllt. Nach 15 Minuten wird das Nichtresorbirte herausgelassen. Die Menge beträgt 3,6 ccm.

A. 1,3 ccm werden mit essigsaurem Eisen enteiweisst, Filtrat und Waschwasser werden auf 25 ccm aufgefüllt. Die Drehung beträgt im 2 Decimeterrohr + 8', die Flüssigkeit reducirt minimal und liefert beim Erhitzen mit essigsaurem Phenylhydrazin nur wenig Glykosazonkrystalle.

B. 1 ccm wird mit 50 ccm einer 1%igen Rohrzuckerlösung in den Wärmeschrank gestellt. Nach 1 Stunde zeigt die Flüssigkeit nur geringe Reduction; wenig Glykosazonkrystalle.

Nach Einfüllung von 1—2%igen Rohrzuckerlösungen enthielt die Flüssigkeit, obgleich sie eine Stunde im Darm verweilt hatte, neben minimalen Mengen Invertzuckers noch erhebliche Mengen unveränderten Rohrzuckers.

Anders in den Versuchen bei Hund V und VI (s. o. S. 538).

Versuch	In den Darm eingefüllt Rohrzuckerlösung	Im Ausgeflossenen Invertzucker	Im Ausgeflossenen Rohrzucker	
14. Juni 1902	27,1 ccm 5 %ige	0,143 g	0,755 g	Hund V Jejunum
17. „ 1902	22,6 „ 5 %ige	0,124 „	0,528 „	
20. „ 1902	13,2 „ 3 %ige	0,030 „	0,028 „	Hund VI Ileum
21. „ 1902	12,5 „ 3 %ige	0,028 „	0,025 „	

Hier hatte im Darm eine nicht unbeträchtliche Inversion stattgefunden. Man hat den Eindruck, als ob die gefundenen Unterschiede im Zusammenhang mit der Stärke der eingefüllten Lösung stehen.

Aehnlich wie in den Versuchen an Hund V und VI verhielt sich die Rohrzuckerlösung in den Versuchen mit abgebundenen Darmschlingen. Um festzustellen, wie viel von dem in die Darmschlinge eingeführten Zucker resorbirt wurde, war, wie oben erwähnt, in der Flüssigkeit, welche nach einer bestimmten Zeit noch im Darm vorhanden war, die Menge des Invert- und Rohrzuckers bestimmt worden. Die hierbei erhaltenen Werthe finden sich auf der folgenden Tabelle.

Rohrzucker- und Invertzuckergehalt der nicht resorbirten Lösung.

Versuch 1902	Dauer der Resorption	Jejunum *a* Rohrzucker	Jejunum *b* Invertzucker	Jejunum $\frac{100 \cdot b}{a}$	Ileum *a* Rohrzucker	Ileum *b* Invertzucker	Ileum $\frac{100 \cdot b}{a}$
4. April	1/4 Stunde	1,098	0,236	21,5	1,542	0,148	9,6
7. „	1/2 „	0,508	0,212	41,7	0,918	0,283	30,8
13. Mai	1/2 „	0,969	0,332	34,2	1,524	0,200	13,1
16. „	1/2 „	1,350	0,346	25,6	(1,358	0,594	43,7)
25. „	1/2 „	1,066	0,436	41,0	1,734	0,280	16,1
22. März	3/4 „	0,086	0,118	13,7	0,732	0,243	33,2
21. „	1 „	0,018	0,020	—	0,572	0,182	31,8
10. Mai	1 „	0,194	0,120	61,9	1,092	0,278	25,4
6. „	1 „	0,060	0,07	—	0,912	0,277	30,4

Die in die Darmschlingen eingefüllten Lösungen waren 5 %ig, sie blieben in denselben eine Viertel- bis eine ganze Stunde und enthielten dann nicht unerhebliche Mengen von Invertzucker. Im Jejunum kamen auf 100 Theile Rohrzucker 13,7—61,9, im Ileum nach derselben Zeit auf 100 Theile Rohrzucker 9,6—33,2, im Ver-

such vom 16. Mai 1902, in welchem die Resorption eine sehr schlechte war, 43,5 Theile Invertzucker.

Auch diese Versuche schienen also darauf hinzudeuten, dass zum Mindesten nach Einfüllung von 3—5 %igen Rohrzuckerlösungen ein Rohrzucker invertirendes Enzym von der Darmschleimhaut secernirt wird. Zur Bestimmung der Wirksamkeit dieses Fermentes wurde die aus der Darmschlinge herausgelassene Flüssigkeit zusammen mit der zum Ausspülen benutzten 0,6 % igen Kochsalzlösung mit Wasser auf ein bestimmtes Volumen — 100 ccm — aufgefüllt und in zwei gleiche Theile getheilt. Die eine Hälfte wurde so schnell als möglich unter Zusatz von essigsaurem Natrium und Eisenchlorid aufgekocht, die andere wurde mit etwa 0,5 ccm 10 %iger alkoholischer Thymollösung versetzt und eine Stunde in der Wärme stehengelassen. Aus der hierbei eintretenden Zunahme des Invertzuckers liess sich die Menge des secernirten Enzyms beurtheilen.

Spaltung des Rohrzuckers bei nachträglicher Digestion der nicht resorbirten Flüssigkeit.

Datum 1902	Jejunum			Ileum		
	Invertzucker		Rohrzucker bei der Digestion gespalten	Invertzucker		Rohrzucker bei der Digestion gespalten
	im Ausgeflossenen	nach 1 stündig. Digestion		im Ausgeflossenen	nach 1 stündig. Digestion	
3. April	0,236	0,438	0,202	0,148	0,242	0,094
7. April	0,212	0,278	0,066	0,282	0,388	0,106
13. Mai	0,332	0,450	0,118	0,200	0,282	0,082
16. Mai	0,346	0,504	0,158	0,594	0,708	0,114 [1])
25. Mai	0,436	0,776	0,340	0,280	0,399	0,116 [2])

Wie die Tabelle zeigt, ist die Inversion, welche bei der Digestion der aus dem Darm herausgelassenen Flüssigkeit stattfindet, auffallend gering. Nachdem die Rohrzuckerlösung eine Viertelstunde im Darm gewesen war (Versuch vom 3. April 1902), enthielt sie mehr Invertzucker, als sich bei weiterer einstündiger Digestion bildete, und dies war der Fall sowohl bei der Flüssigkeit, die in das Jejunum, wie bei der, die in das Ileum eingefüllt worden war; ähnlich in den anderen Versuchen.

1) Ohne Thymol digerirt.

2) Zum Ausgeflossenen noch mehr Rohrzucker gesetzt.

Der Zusatz von Thymol war an dieser Erscheinung nicht schuld; denn im Versuch vom 16. Mai 1902 wurde ohne Thymolzusatz digerirt; ebensowenig lag eine Hemmung der Fermentwirkung vor, die durch Anhäufung von Fermentationsproducten bedingt sein konnte. Eine solche soll nach Effront[1]) bereits eintreten, wenn, wie dies zum Theil in unseren Versuchen der Fall war, etwa 20 % des Rohrzuckers invertirt sind. Aber ganz abgesehen davon, dass von Anderen eine solche Hemmung überhaupt geleugnet wird[2]), könnte sie sicher nicht solche Grade erreichen wie in unseren Versuchen.

Die durch Spaltung ausserhalb des Darmes entstandenen Mengen von Invertzucker waren auch gering im Vergleich zu den Mengen von Rohrzucker, die im Darme resorbirt wurden.

Datum 1902	Jejunum Rohrzucker in 1 Stunde		Ileum Rohrzucker in 1 Stunde	
	ausserhalb des Darms invertirt	im Darm resorbirt	ausserhalb des Darms invertirt	im Darm resorbirt
3. April	0,202	2,664	0,094	1,240
7. „	0,066	1,758	0,106	0,798
13. Mai	0,118	2,398	0,082	0,552
16. „	0,158	2,602	0,114	(0,100)
26. „	0,340	3,000	0,116	0,972

Sie betrugen kaum den zehnten Theil des in derselben Zeit resorbirten Rohrzuckers.

Wir haben also folgende Thatsachen: Die Menge des von der Darmwand abgesonderten Invertins ist, wie sowohl die Untersuchung des Darmsaftes wie die Untersuchung der in den Darm eingefüllten und nach einiger Zeit wieder herausgelassenen Flüssigkeit ergibt, gering; sie vermag nur einen kleinen Theil des resorbirten Rohrzuckers zu spalten.

Scheinbar im Widerspruch hiermit steht die andere Beobachtung, dass die Rohrzuckerlösung während ihres Aufenthaltes im Dünndarm eine erheblich stärkere Inversion erfahren hat. Wir werden auf denselben später zurückkommen.

---

1) Jean Effront, Die Diastasen u. s. w. S. 60. Leipzig u. Wien 1900.
2) J. Reynolds Green, Die Enzyme S. 123. Berlin 1901.

2. Maltose.

a) Wirkung des Darmsaftes auf Maltose.

Die Spaltung der Maltose durch das Secret der Darmschleimhaut scheint zuerst von H. Tubby und T. D. Manning[1]) bei einer Darmfistel am Menschen beobachtet worden zu sein. Diese Forscher brachten 5 ccm des steril aufgefangenen Darmsaftes, ohne Zusatz eines Antisepticums, mit der Maltoselösung zusammen und erhielten nach 30 bezw. 48 und 56 Stunden beim Erhitzen mit essigsaurem Phenylhydrazin reichliche Abscheidung von Phenylglukosazon. Wir[2]) fanden, ohne von diesen Beobachtungen Kenntniss zu haben, die Maltasewirkung des Darmsaftes ebenfalls an einer Darmfistel beim Menschen.

Auch L. B. Mendel[3]) scheint die Mittheilung von Tubby und Manning entgangen zu sein. Er beschreibt, ohne diese Forscher zu erwähnen, die Spaltung der Maltose durch den Darmsaft eines Hundes mit Vellafistel, dem vor Anlegung der Fistel die zur Darmschlinge führenden Nerven durchtrennt worden waren.

Auch der Darmsaft unseres Hund IV enthielt Maltase. Eine Vorstellung von der Stärke ihrer Wirkung gibt der folgende Versuch.

Versuch vom 9. December 1901.

3 ccm Darmsaft von Hund IV, der innerhalb 1—1½ Stunde gewonnen worden war und eine Alkalescenz von 1,4 zeigte, wurde mit 30 ccm einer 2%igen Maltoselösung und 1 ccm Toluol 1—1½ Stunde in der Wärme stehengelassen. Die Flüssigkeit wird durch Aufkochen mit essigsaurem Eisen vom Eiweiss befreit und auf 120 ccm aufgefüllt. Sie dreht im 1 Decimeterrohr $\alpha = 35'$. 10 ccm Fehling'sche Lösung werden von 14,6 ccm reducirt. Sie enthält 0,525 g Maltose und 0,077 g Dextrose. Ein gleicher Versuch vom 13. December 1901 gab das völlig gleiche Resultat.

Es waren von dem Darmsaft, welcher innerhalb 1—1½ Stunde von einer Schlinge des Jejunums abgesondert worden war, aus 0,6 g Maltose nur 0,077 g Dextrose gebildet worden. In derselben Zeit vermochte die Schlinge 0,9 g Maltose zu resorbiren. Dieses Resultat entspricht vollkommen dem beim Rohrzucker erhaltenen.

Der Darmsaft aus der katarrhalischen Schlinge von Hund V

1) a. a. O.
2) a. a. O.
3) a. a. O.

vermochte nicht Maltose zu spalten, obgleich in der Schlinge 0,367 g Maltose in einer halben Stunde resorbirt wurden.

Die Einwirkung des spontan abgesonderten Darmsaftes auf Maltose ist also ebenso wie die auf Rohrzucker auf Grund dieser allerdings nur wenig zahlreichen Versuche als schwach zu bezeichnen.

b) Ueber die Spaltung der Maltose bei ihrem Verweilen im Darm und bei weiterer Digestion der in den Darm eingefüllten und wieder herausgelassenen Flüssigkeit ausserhalb des Darmes.

Die Untersuchung der in die Darmschlingen eingefüllten und nach einiger Zeit wieder herausgelassenen Maltoselösungen führte zu entsprechenden Ergebnissen wie beim Rohrzucker.

Die Spaltung der Maltose in der Ileumschlinge von Hund I war ebenso gering wie die Spaltung des Rohrzuckers.

Am 2. Juli 1901 wurden 30 ccm einer 3%igen Maltoselösung für eine Stunde in die Darmschlinge von Hund I gefüllt. Die nicht resorbirte Flüssigkeitsmenge (8,5 ccm) lieferte unmittelbar, nachdem sie aus dem Darm herausgelassen war, beim Erhitzen mit essigsaurem Phenylhydrazin nur wenig atypische Glykosazonkrystalle. Sie wurde 4 Stunden mit Toluol in der Wärme digerirt; auch jetzt wurden nur wenige, aber typische Glykosazonkrystalle erhalten.

Die in abgebundene Darmschlingen eingefüllte Maltoselösung enthielt, wenn sie nach ¼—½—1 Stunde wieder herausgelassen wurde, neben Maltose auch ansehnliche Mengen von Glukose.

Maltose und Glukose der nicht resorbirten Lösung.

Versuche 1902	Dauer der Resorption	Jejunum			Ileum			In den Darm eingefüllt
		a Maltose	b Glukose	$\frac{100 \cdot b}{a}$	a Maltose	b Glukose	$\frac{100 \cdot b}{a}$	
14. Febr.	1 Stunde	—	—	—	0,267	0,072	26,9	3%ige Lösung
15. "	1 "	0,291	0,053	18,2	0,563	0,068	12,1	3%ige "
14. April	¼ "	1,442	0,760	52,7	1,900	0,362	19,0	5%ige "
15. "	½ "	1,192	0,152	12,7	1,158	0,252	15,9	5%ige "
16. "	½ "	1,452	0,155	10,6	1,932	0,168	8,7	5%ige "
25. Juli	½ "	1,112	0,318	28,6	1,390	0,182	13,1	5%ige "
30. "	½ "	1,234	0,210	17,0	1,688	0,032	18,9	5%ige "
18. Febr.	1 "	0,656	0,286	43,7	0,685	0,379	55,2	5%ige "
19. "	1 "	0,206	0,016	7,7	0,806	0,176	21,8	4,5%ige "
26. "	1 "	0,498	0,258	52,5	1,140	0,143	12,5	5%ige "
10. April	1 "	(0,782	0,056	7,2)	1,040	0,160	15,3	5%ige "

Die Maltose war, und zwar sowohl im Jejunum wie Ileum, in ähnlichem Umfange wie der Rohrzucker gespalten worden.

Diese Beobachtungen stehen in einem gewissen Widerspruch zu den Angaben von Waymouth Reid[1]). Dieser Forscher gibt an, dass, wenn man eine Maltoselösung in eine intacte Dünndarmschlinge des Hundes einfüllt, die nach einer Viertelstunde herausgelassene Flüssigkeit wenig und manchmal gar keine Glukose enthält. Dagegen fände eine stärkere Maltosespaltung im Darme statt, wenn das Darmepithel zerstört wird. Von einer solchen Schädigung kann in unseren Versuchen nicht die Rede sein. Dagegen ist es möglich, dass, wie wir dies auch bei den Rohrzuckerlösungen vermutheten, die Spaltung nicht bei 2 %igen Lösungen, die Waymouth Reid verwendete, ebensowenig wie in unseren Versuchen an Hunden mit Vellafisteln, wohl aber bei 5 %igen nachweisbar wird.

Auch hier enthielt die Flüssigkeit beim Herauslassen aus dem Darm ein Enzym, welches die Maltose spaltet.

Spaltung der Maltose bei nachträglicher Digestion der nicht resorbirten Flüssigkeit.

Datum 1902	Jejunum			Ileum		
	Glukose		Maltose bei der Digestion gespalten	Glukose		Maltose bei der Digestion gespalten
	im Ausgeflossenen	nach 1 stündig. Digestion		im Ausgeflossenen	nach 1 stündig. Digestion	
14. April	0,768	0,864	0,096	0,362	0,630	0,268
15. „	0,152	0,332	0,180	0,252	0,570	0,318
16. „	0,155	0,336	0,181	0,168	0,506	0,338
25. Juli	0,318	0,648	0,330	0,184	0,410	0,226
30. „	0,210	0,488	0,278	0,032	0,214	0,182

Dasselbe schien besonders im Ileum energischer zu wirken als das Invertin. Nimmt man das Mittel aus den fünf Versuchen, so wurden im Jejunum 0,177 g Rohrzucker und 0,213 g Maltose und im Ileum 0,102 g Rohrzucker und 0,266 g Maltose innerhalb 1 Stunde gespalten.

Trotzdem ist auch hier die Menge des secernirten Fermentes verhältnissmässig gering. Sie reicht bei Weitem nicht aus, um die resorbirten Zuckermengen in derselben Zeit, in der die Resorption erfolgte, zu spalten.

---

1) The Journ. of physiology vol. 26 p. 427. 1901.

Datum 1902	Jejunum Maltose in 1 Stunde		Ileum Maltose in 1 Stunde	
	vom Darmsaft gespalten	im Darme resorbirt	vom Darmsaft gespalten	im Darme resorbirt
14. April	0,096	1,190	0 268	0,936
15. „	0,180	0,912	0,318	0,780
16. „	0,181	1,786	0,338	0,800
25. Juli	0,333	2,148	0,226	0,852
30. „	0,278	2,112	0,182	0,590

Es findet sich ferner auch hier die auffallende Erscheinung, dass die nach einer viertel bis halben Stunde aus dem Darm herausgelassene Flüssigkeit mehr Glykose enthält, als sich bei weiterer einstündiger Digestion aus der noch ungespaltenen Maltose bildet.

3. Milchzucker.

Der Darmsaft wirkt nach Dastre[1]) nicht auf Milchzucker ein. Auch in den Versuchen Mendel's[2]) wurde der Milchzucker weder vom „paralytischen Darmsaft" noch vom Darmsaft der bereits erwähnten Vellafistel invertirt, ebenso war der Darmsaft, der von dem Einen von uns (Nagano) aus der Fistel des Menschen erhalten wurde, ohne Einwirkung auf Milchzucker. Ebensowenig wird er in abgebundenen Darmschlingen vom Kaninchen nach Weinland[3]) gespalten, im Wesentlichen unverändert fanden ihn Abbot und Lusk[4]) im Darm des Hundes 8 Stunden nach Eingabe grösserer Mengen.

Gelegentlich der oben erwähnten Resorptionsversuche bei Hund I, II und IV wurde in den Fällen, wo die Resorption unvollkommen war, die aus der Fistel herausgelassene Flüssigkeit mittelst der Phenylhydrazinprobe geprüft. Hierbei wurden nur aus den Flüssigkeiten, die in Jejunumschlingen eingefüllt worden waren, geringe Mengen Glykosazonkrystalle erhalten; bei den Fisteln des Ileums fielen die Proben stets negativ aus. Auch wenn die im Darm nicht resorbirten Milchzuckerlösungen ausserhalb des Darmes unter Zusatz von Thymol in der Wärme stehenblieben, war keine Spaltung zu beobachten.

1) Arch. de physiol. 1890 p. 103.
2) a. a. O.
3) a. a. O.
4) siehe C. Voit, Zeitschr. f. Biol. Bd. 28 S. 245. 1892.

Versuch vom 28. Mai 1901.

30 ccm einer 1%igen Milchzuckerlösung wurden für 15 Minuten in den Darm von Hund I eingefüllt. Vom Ausgeflossenen wurde ein Theil direct mit essigsaurem Phenylhydrazin erhitzt, ein anderer Theil wurde eine Stunde mit 1%iger Milchzuckerlösung digerirt. In keinem von beiden liess sich Traubenzucker nachweissen.

Versuch vom 19. Juni 1901.

30 ccm einer 1%igen Milchzuckerlösung wurden für eine Stunde in die Fistel von Hund I eingefüllt. Es flossen 4 ccm aus, welche eine Stunde in der Wärme stehenblieben. Auch hier wurde beim Erhitzen mit essigsaurem Phenylhydrazin kein Glykosazon erhalten.

Ebensowenig wurde in den Versuchen, in welchen die Milchzuckerlösung in unterbundene Darmschlingen eingeführt wurde, und zwar weder im oberen noch im unteren Theil des Darmes ein Milchzucker spaltendes Ferment abgesondert. Es zeigt also der Milchzucker ein völlig abweichendes Verhalten vom Rohrzucker und der Maltose.

Ergebnisse.

Rohrzucker und Maltose werden schon vor ihrer Resorption im Darmlumen in einem gewissen Umfange gespalten, der Milchzucker wird vor seiner Resorption nicht gespalten.

Die Menge des Fermentes, welche nach Einfüllung der Rohrzucker- und Maltoselösung in den Darm hineinsecernirt wird, ist auffallend gering. Sie genügt nicht, um die resorbirten Zuckermengen in derselben Zeit, in welcher die Resorption stattfindet, zu spalten.

B. Ueber die Stärke, mit welcher die Darmschleimhaut Disaccharide fermentativ spaltet.

Als Maass für die Intensität, mit welcher die Disaccharide von den zugehörigen Enzymen der Schleimhaut des Dünndarms zerlegt werden, kann die Menge Zucker dienen, welche innerhalb einer bestimmten Zeit durch die Schleimhaut eines Darmstückes von bestimmter Länge oder von einer bestimmten Gewichtsmenge Schleimhaut gespalten wird. Ueber die Unsicherheiten, die mit dem Abmessen der Darmlänge und dem Abwiegen der Schleimhaut verbunden sind, ist bereits oben das Nöthige gesagt worden. Sie kommen selbst-

verständlich nicht in Betracht, wenn es sich nur darum handelt, die Resorption und die fermentative Spaltung des Zuckers in ein und derselben Darmschlinge mit einander zu vergleichen.

Zur Feststellung der Fermentwirkung wurde die Schleimhaut abgewogen, mit der Scheere zerkleinert und mit einer abgemessenen Menge der Zuckerlösung unter Zusatz von Thymol in der Wärme eine bestimmte Zeit digerirt. Zweckmässig ist es, nach der ersten Viertelstunde kräftig umzurühren. Dann wurde mit essigsaurem Natrium und Eisenchlorid aufgekocht, der Niederschlag abfiltrirt und gründlich mit destillirtem Wasser gewaschen. Die Menge der Flüssigkeit wurde gemessen und die Lösung polarisirt und in den Versuchen mit Rohrzucker und Maltose mit Fehling'scher Lösung titrirt. In den Versuchen mit Milchzucker kann man sich mit der Polarisation begnügen oder zur Bestätigung den Zucker nach Allihn bestimmen.

Mit dieser Methode sind gewisse unvermeidliche Fehler verbunden, welche theils darauf beruhen, dass Zucker von dem massigen Niederschlage mit niedergerissen wird, theils auf der sogenannten Glykolyse. Die Fermentwirkung wird also etwas geringer erscheinen, als sie in Wirklichkeit ist.

1. Spaltung von Rohrzucker durch die Darmschleimhaut[1]).

In der Vellafistel von Hund I waren, wie wir gesehen haben, nach Einfüllung von 30 ccm einer 2 %igen Lösung in einer Stunde 0,457 g Rohrzucker resorbirt worden; die Spaltung des Rohrzuckers innerhalb der Darmschlinge war nur minimal. Dieser Hund wurde am 29. Juli 1901 durch Halsschnitt getödtet. Die Schleimhaut des 22 cm langen, zu den Versuchen benutzten Darmstückes wog 12,0 g. Diese wurde unter Zusatz von Thymol eine halbe Stunde mit 30 ccm einer 2 %igen Rohrzuckerlösung digerirt. Hierbei bildeten sich 0,175 g Invertzucker, in einer Stunde hätten sich also in der Darmschleimhaut etwa 0,35 g Invertzucker bilden können.

Wir sehen aus diesem Versuche, dass bei Resorption einer 2 %igen Rohrzuckerlösung im Ileum kein Invertin von der Darmschleimhaut secernirt wird, dass aber die

1) Die Literatur findet man bei C. Voit, Zeitschr. f. Biol. Bd. 28 S. 267. — Fried. Krüger, Ebenda Bd. 37 S. 229. 1889 u. A.

Darmschleimhaut selbst die Fähigkeit besitzt, den Rohrzucker, wenn auch nicht vollständig, so doch zum grössten Theil zu spalten.

Da die Fistel am 22. April 1901, also drei Monate zuvor, angelegt und in dieser Zeit zu zahlreichen Versuchen benutzt worden war, so war es möglich, dass ihr Inversionsvermögen geringer war als das einer normalen Schlinge. Es seien desshalb zum Vergleich die folgenden Versuche angeführt.

Versuch vom 27. Juni 1901.

Die Schleimhaut einer 20 cm langen Schlinge aus dem Ileum, welche 11,4 g wog, wurde 1 Stunde mit 30 ccm einer 2%igen Rohrzuckerlösung digerirt; invertirt wurden 0,374 g Rohrzucker.

Versuch vom 5. Juli 1901.

Die Schleimhaut einer anderen gleichlangen Ileumschlinge invertirte unter denselben Bedingungen 0,425 g Rohrzucker.

Versuch vom 28. August 1901.

Die Schleimhaut einer ebenfalls 20 cm langen Ileumschlinge von Hund II invertirte unter denselben Bedingungen 0,429 g Rohrzucker.

Das Inversionsvermögen der Vellafistel bleibt also hinter dem der beiden letzten Versuche nicht unbeträchtlich zurück, unterscheidet sich aber von dem des Versuches vom 27. Juni 1901 nicht so sehr, dass man berechtigt wäre, dasselbe mit Sicherheit als abnorm niedrig zu bezeichnen.

Auch die Schleimhaut der zu den Resorptionsversuchen benutzten Jejunumschlinge des Hundes II wurde auf ihr Inversionsvermögen geprüft. Der Hund war am 21. Mai operirt worden und wurde wegen Darmprolaps am 28. Juni 1901 durch Halsschnitt getödtet. Die Schleimhaut eines 18 cm langen Stückes invertirte bei einstündiger Digestion mit 30 ccm 2%iger Rohrzuckerlösung 0,489 g Rohrzucker.

Zum Vergleich seien auch hier Versuche mit der Schleimhaut normaler Jejunumschlingen angeführt.

Versuch vom 27. Juni 1901.

13 g Schleimhaut einer 20 cm langen Jejunumschlinge invertirte unter denselben Bedingungen 0,501 g Rohrzucker.

Versuch vom 5. Juli 1901.

Die Schleimhaut einer 20 cm langen Jejunumschlinge invertirte unter denselben Bedingungen 0,533 g Rohrzucker.

Das Inversionsvermögen der Schleimhaut aus der Vellafistel war also normal. Zugleich zeigen diese Versuche, dass das Inversionsvermögen der Schleimhaut von gleich langen Darmstücken aus dem Jejunum ein grösseres ist als aus dem Ileum.

Aehnlich wie bei der Resorption, wo sich entsprechende Unterschiede zeigten, wird man in erster Linie diese Thatsache auf die stärkere Entwicklung der Schleimhaut im Jejunum gegenüber der im Ileum zurückführen.

Aber auch für das Inversionsvermögen zeigen sich functionelle Unterschiede zwischen Jejunum und Ileum, wenn man die Mengen Rohrzucker vergleicht, welche gleiche Gewichtsmengen Schleimhaut aus dem oberen und unteren Theile des Darmes zu spalten vermögen.

Man ersieht dies leicht aus der folgenden Tabelle.

Inversion von Rohrzucker durch die Darmschleimhaut.

Datum 1902	Jejunum				
	Angewendete Menge		Invert-zucker gebildet	Rohrzucker von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde	
	Schleim-haut g	5%ige Rohrzucker-lösung ccm		invertirt	resorbirt
3. April	11,5	40	1,07	0,093	0,116
7. „	8,5	32	0,828	0,097	0,103
13. Mai	13,0	50	0,925	0,071	0,092
16. „	10,0	50	0,969	0,097	0,131
25. „	5,0	50[1]	0,284	0,114	0,104
22. März	11,2	25[2]	0,713	0,085	0,107
21. „	6,0	21	0,489	0,081	0,096

Datum 1902	Ileum				
	Angewendete Menge		Invert-zucker gebildet	Rohrzucker von 1 g Schleimhaut	
	Schleim-haut g	5%ige Rohrzucker-lösung ccm		invertirt	resorbirt
3. April	6,65	40	0,585	0,080	0,093
7. „	5,0	32	0,424	0,085	0,079
13. Mai	6,5	50[3]	0,430	0,057	0,042
16. „	5,0	50	0,357	0,071	(0,010)
25. „	5,0[1]	50	0,166	0,066	0,072
22. März	13,0	25	0,479	0,074	0,071
21. „	6,0	14	0,425	0,071	0,079

1) Dauer der Digestion 45 Minuten. 2) 70 Minuten. 3) 30 Minuten.

Sie enthält die Resultate, welche mit der Schleimhaut gewonnen wurden, die von den zu den Resorptionsversuchen benutzten Darmschlingen stammte. Es wurde in diesen Versuchen ein bestimmter Theil, meist die Hälfte, der Schleimhaut von der betreffenden, ca. 30 cm langen Darmschlinge unter Zusatz von Thymol während einer Stunde mit derselben Menge Zuckerlösung digerirt, die zur Resorption in den Darm eingefüllt worden war.

Im Mittel aus diesen Versuchen wurden von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde invertirt im Jejunum 0,091 g und im Ileum 0,072 g Rohrzucker.

Die von 1 g Schleimhaut resorbirten Mengen betrugen für das Jejunum 0,107 g Rohrzucker, für das Ileum, wenn man den Versuch vom 16. Mai nicht berücksichtigt, 0,072 g.

Im Ileum reicht also das Inversionsvermögen der Schleimhaut aus, um bei Einfüllung einer 5 %igen Lösung den Rohrzucker völlig zu spalten.

Im Jejunum ist dagegen das Inversionsvermögen der Schleimhaut in den meisten Fällen geringer als das Resorptionsvermögen; das in den Schleimhautextracten der Darmschlinge enthaltene Enzym vermochte nach unseren Versuchen nicht die Menge Rohrzucker zu spalten, die in derselben Zeit resorbirt worden waren. Nur im Versuch vom 25. Mai 1902 war es sogar etwas grösser.

Im Vergleich zum Inversionsvermögen des secernirten Darmsaftes ist das der Darmschleimhaut bei weitem grösser. Um dies unmittelbar zu zeigen, seien die folgenden Zahlen angeführt:

Datum 1902	Jejunum			Ileum		
	Rohrzucker in 30 ccm langer Schlinge in 1 Stunde			Rohrzucker in 30 cm langer Schlinge in 1 Stunde		
	vom Darmsaft invertirt	von d. Darmschleimhaut invertirt	resorbirt	vom Darmsaft invertirt	von d. Darmschleimhaut invertirt	resorbirt
3. April	0,202	2,14	2,66	0,094	1,07	1,24
7. „	0,066	1,65	1,76	0,106	0,85	0,80
13. Mai	0,118	1,85	2,39	0,082	0,74	0,55
16. „	0,158	1,94	2,60	0,116	0,71	—
25. „	0,340	3,30	3,00	0,116	0,89	0,97

Die Spaltung des Rohrzuckers erfolgte bei Resorption von 5 %igen Lösungen im Jejunum bis zu 10 %, im Ileum bis zu 15 % durch secernirten Darmsaft. Der bei Weitem grösste Theil des Rohrzuckers wird also erst in der Darmschleimhaut selbst gespalten.

Will man die Menge Rohrzucker, welche durch die vereinte Wirkung des Darmsaftes und der Darmschleimhaut gespalten worden ist, mit der Menge Rohrzucker, welche resorbirt worden ist, vergleichen, so kann man die folgende Tabelle aufstellen. Man bezieht die Mengen Rohrzucker, welche in einer Schlinge gespalten worden sind, auf die Gewichtseinheit der zugehörigen Schleimhaut und berechnet ebenfalls die resorbirten Mengen auf das Schleimhautgewicht.

Spaltung und Resorption von Rohrzucker.

Datum 1902	Jejunum				
	a Schleimhaut g	Rohrzucker in 1 Stunde gespalten durch *b* Darmsaft	Rohrzucker in 1 Stunde gespalten durch *c* Darmschleimhaut	$\frac{b+c}{a}$	Rohrzucker in 1 Stunde durch 1 g Schleimhaut resorbirt
3. April	23	0,202	2,16	0,103	0,116
7. „	17	0,066	1,65	0,101	0,103
13. Mai	26	0,118	1,85	0,075	0,092
16. „	20	0,158	1,93	0,104	0,131
25. „	29	0,340	3,30	0,125	0,104

Datum 1902	Ileum				
	a Schleimhaut g	Rohrzucker in 1 Stunde gespalten durch *b* Darmsaft	Rohrzucker in 1 Stunde gespalten durch *c* Darmschleimhaut	$\frac{b+c}{a}$	Rohrzucker in 1 Stunde durch 1 g Schleimhaut resorbirt
3. April	13,3	0,094	1,07	0,087	0,093
7. „	10,0	0,107	0,85	0,095	0,079
13. Mai	13,0	0,082	0,86	0,072	0,042
16. „	10,0	0,116	0,71	0,082	—
25. „	13,5	0,116	0,89	0,075	0,072

Es ergibt sich aus der Tabelle:

Es wurden im Mittel auf 1 g Schleimhaut

Rohrzucker im Jejunum gespalten 0,101 g und resorbirt 0,109 g

„ im Ileum „ 0,082 g „ „ 0,071 g

Spaltung und Resorption von Rohrzucker ist im Jejunum grösser als im Ileum.

Das Verhältniss zwischen Inversion und Resorption ist sowohl im Jejunum wie Ileum ein schwankendes. Bald waren beide Grössen annähernd gleich, bald wurde etwas mehr Zucker resorbirt als gespalten, bald konnte mehr Zucker gespalten als resorbirt werden.

5 % ist also annähernd diejenige Concentration, bei welcher das Inversionsvermögen des Darmes sowohl im Jejunum als im Ileum noch ausreicht, um den resorbirten Zucker in Dextrose und Laevulose zu spalten. Gelangen in den Darm Rohrzuckerlösungen von grösserer Concentration, so besteht die Möglichkeit, dass Rohrzucker ungespalten in die Circulation gelangt. Er wird dann wie ein Fremdkörper durch die Nieren ausgeschieden[1]).

Zum kleineren Theil findet die Spaltung durch ein von der Darmschleimhaut abgesondertes, zum bei Weitem grösseren Theil durch ein in der Darmschleimhaut selbst enthaltenes Enzym statt.

Die in der Zeiteinheit gespaltenen Mengen Rohrzucker sind, wenn man sie auf die Gewichtseinheit der Schleimhaut bezieht, ebenso wie die resorbirten Mengen im Jejunum grösser als im Ileum.

Wir kehren nunmehr zu der bereits erwähnten Erscheinung zurück, dass die Rohrzuckerlösung, nachdem sie einige Zeit im Darme verweilt hat, Invertzuckermengen enthält, von denen wir nicht annehmen konnten, dass sie durch ein von der Darmschleimhaut in die Rohrzuckerlösung hinein abgesondertes Enzym gebildet worden waren. Nachdem gezeigt worden ist, dass die Darmschleimhaut selbst sehr energisch invertirt, scheint uns nur eine Erklärung hierfür möglich, nämlich, dass die Inversion der Rohrzuckerlösung innerhalb des Darmlumens schon durch die alleinige Berührung mit der Darmschleimhaut erfolgt.

Diese Annahme widerspricht anscheinend den bisherigen Erfahrungen in der Physiologie. Bisher beobachtete man Enzymwirkungen, speciell diejenigen, welche zu einer Spaltung des Eiweisses, des Fettes oder der Kohlenhydrate führten, nur in „Lösungen", in den Secreten oder den Extracten von Organen. In diesen Lösungen sollten nach der Ansicht von Hoppe-Seyler[2]) die Fermente ähnlich wirken wie gelöste Elektrolyte, das Invertin z. B. ähnlich der Salzsäure. Aber diese Analogie ist, wie wir heut zu Tage wissen, durchaus keine vollständige und kann es auch nicht

1) Vgl. u. A. Fritz Voit, Deutsch. Arch. f. klin. Medicin 1897 S. 523.
2) Dieses Archiv Bd. 12 S. 1. 1876.

sein. Denn die Lösungen der Enzyme sind vermuthlich überhaupt keine eigentlichen Lösungen, sondern colloidale Lösungen.

Bekanntlich hat Bredig gezeigt, dass colloidales Platin Wasserstoffsuperoxyd zerlegt, und auf die weitgehende Aehnlichkeit hingewiesen, welche zwischen der Wirkung des colloidalen Platins und der Wirkung thierischer und pflanzlicher Fermente besteht. Von colloidalen Lösungen können also Fermentwirkungen ausgehen. In colloidaler Lösung kann auch das Invertin in den Zellen der Darmschleimhaut enthalten sein. Es zerlegt den Rohrzucker, wenn seine Lösung mit der Oberfläche des Darmes in Berührung kommt. Die Zerlegung kann aber auch innerhalb der Darmschleimhaut stattfinden, sei es, dass die Rohrzuckerlösung in die Zellen selbst eintritt oder die Zwischenräume zwischen ihnen passirt.

Ist die Fermentations- und Resorptionsgeschwindigkeit gleich, so wird sich die Spaltung des Zuckers im Darmlumen nicht nachweisen lassen. Dies scheint der Fall zu sein bei Einfüllung von 1—2 %igen Rohrzuckerlösungen. Ist sie wie bei Einfüllung von 3—4—5 %igen Lösungen grösser als die Resorptionsgeschwindigkeit, so lässt sich die Fermentwirkung, wie in den mitgetheilten Versuchen, in der Flüssigkeit, die eine Zeit lang im Darme verweilt hat, an der eingetretenen Spaltung des Zuckers erkennen.

Es lassen sich also auf Grund der entwickelten Anschauung alle bisher beobachteten Erscheinungen in einen befriedigenden Zusammenhang bringen.

2. Spaltung von Maltose durch die Darmschleimhaut.

Die Zerlegung von Maltose durch Auszüge der Dünndarmschleimhaut wurde zuerst von Brown und Heron[1]) beobachtet und von E. Bourquelot[2]) bestätigt. Letzterer erhob gegen die Versuche der Ersteren mit Recht den Einwand, dass in ihnen die Wirkung der Bakterien nicht ausgeschlossen war. Filtrirte er die Infuse der Dünndarmschleimhaut durch poröse Thonfilter, so waren sie bakterienfrei, aber auch unwirksam. Dies sprach aber, wie Bourquelot selbst ausführt, nicht gegen die Anwesenheit eines Enzyms, da auch diese von Thonfiltern zurückgehalten werden können.

1) Liebig's Annalen der Chemie Bd. 204 S. 228.

2) Compt. rend. de l'Acad. des Sciences t. 97 p. 1000. 1883. (II.) Journ. de l'Anat. et de Physiol. 1886.

Bourquelot schliesst indirect auf ein Enzym, weil es ihm nicht gelang, durch Bakterien, die er auf die filtrirten Infuse aussäete, eine Spaltung der Maltose zu erzielen. Er hielt dasselbe für identisch mit der Diastase.

Den einwandfreien Beweis für das Vorhandensein eines Maltose spaltenden Fermentes führte Frl. C. Tebb[1]), welche mit Auszügen der Dünndarmschleimhaut eine Zerlegung der Maltose erhielt, auch wenn die Entwicklung der Bakterien durch Antiseptica, wie Thymol, Chloroform oder Borsäure, verhindert wurde. Sie zeigte zugleich, dass die Angabe von Brown und Heron, nach welcher das Ferment seinen Sitz in den Payer'schen Plaques habe, unrichtig ist. Auch W. Pautz und S. Vogel[2]), ferner E. Fischer sowie Davenière, Portier und Pozerski[3]) wiesen die Spaltung der Maltose durch ein Enzym der Dünndarmschleimhaut nach.

Versuche, die Intensität seiner Wirkung zu bestimmen, wurden ebenfalls von C. Tebb gemacht. Sie zeigen aber nur, dass der Zucker einer 2,7 %igen Maltoselösung von 5 g der bei 37—40° getrockneten Schleimhaut in 24 Stunden so weit gespalten wird, dass das Verhältniss der noch vorhandenen Maltose zur gebildeten Dextrose wie 1 : 3,21 ist.

Um wie beim Rohrzucker das Verhältniss zwischen der Fähigkeit der Schleimhaut, Maltose zu spalten und Maltose zu resorbiren, festzustellen, wurden von uns genau wie beim Rohrzucker eine Reihe von Versuchen ausgeführt, deren Ergebniss die folgende Tabelle zeigt (S. 580).

Vergleicht man zunächst die Fermentwirkung im Jejunum und Ileum, so sieht man wieder, dass ausnahmslos die Maltose von der Schleimhaut des Jejunums schneller gespalten wird als von der des Ileums.

Im Mittel zerlegte 1 g Jejunumschleimhaut 0,078 g und 1 g Ileumschleimhaut 0,061 g Maltose; beim Rohrzucker waren die entsprechenden Werthe 0,091 und 0,072 g. Die enzymatische Spaltung der Maltose durch die Darmschleimhaut erfolgt also anscheinend etwas langsamer als die des Rohrzuckers. Doch wollen wir auch hier dem Unterschied zwischen Rohrzucker und Maltose vorläufig keine besondere Bedeutung beilegen.

---

1) The Journ. of Physiol. Bd. 15 S. 421. 1894.

2) Zeitschr. f. Biol. Bd. 32 S. 305. 1895.

3) Compt. rend. Soc. de Biol. t. 50 p. 514. 1898.

Spaltung der Maltose durch die Darmschleimhaut.

Datum	Jejunum				
	Schleimhaut g	Maltoselösung	Dextrose gebildet	Maltose von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde	
				gespalten	resorbirt
5. Dec. 1901	4,0	30 ccm 2%ige	0,310	0,077	—
20. „ 1901	3,35[1])	30 „ 2%ige	0,340	0,101	—
15. Febr. 1902	6,0	30 „ 5%ige	0,340	0,057	0,060
15. April 1902	6,75	50 „ 5%ige	0,522	0,077	0,067
16. „ 1902	9,65	40 „ 5%ige	0,645	0,067	0,092
25. Juli 1902	15,7	50 „ 5%ige	1,480	0,094	0,068
30. „ 1902	10,5	50 „ 5%ige	0,793	0,075	0,100
26. Febr. 1902	6,0	30 „ 5%ige	0,551	0,092	0,068
18. „ 1902	6,0	30 „ 5%ige	0,445	0,074	0,071
19. „ 1902	5,8	30 „ 5%ige	0,400	0,069	0,100

Datum	Ileum				
	Schleimhaut g	Maltoselösung	Dextrose gebildet	Maltose von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde	
				gespalten	resorbirt
5. Dec. 1901	4,0	30 ccm 2%ige	0,181	0,045	—
20. „ 1901	3,35	30 „ 2%ige	0,204	0,061	—
15. Febr. 1902	6,0	30 „ 5%ige[2])	0,153	0,038	0,067
15. April 1902	5,0	50 „ 5%ige	0,352	0,070	0,078
16. „ 1902	4,65	40 „ 5%ige	0,230	0,049	0,086
25. Juli 1902	9,0	40 „ 5%ige	0,787	0,087	0,047
30. „ 1902	6,25	40 „ 5%ige	0,384	0,061	0,047
26. Febr. 1902	6,0	30 „ 5%ige	0,486	0,081	0,054
18. „ 1902	6,0	30 „ 5%ige	0,352	0,059	0,058
19. „ 1902	5,8	34 „ 4,5%ige	0,375	0,064	0,063

Der verhältnissmässig langsameren Spaltung durch die Darmschleimhaut steht gegenüber eine stärkere Spaltung der Maltose im Darmcanal durch secernirte Maltase, auf die bereits oben hingewiesen wurde. Man sieht dies aus der folgenden Tabelle (S. 581).

Das Verhältniss zwischen der in der Darmschleimhaut und der im Secret enthaltenen Maltase schwankt. Die Wirkung der letzteren kann im Jejunum bis 20%, im Ileum bis 40% von ersterer betragen. Es sind daher anscheinend die Bedingungen für eine Spaltung inner-

1) Schleimhaut aus der Vellafistel von Hund IV.

2) Dauer der Einwirkung 40 Minuten, in allen anderen Versuchen 1 Stunde.

halb des Darmcanals durch secernirten Darmsaft bei der Maltose günstiger als beim Rohrzucker, wo die entsprechenden Maximalwerthe 10 bez. 15 % waren.

Datum 1902	Jejunum			Ileum		
	Maltose gespalten von		Maltose resorbirt	Maltose gespalten von		Maltose resorbirt
	Darmsaft	Darmschleimhaut		Darmsaft	Darmschleimhaut	
14. April	0,096	1,80	1,19	0,268	1,12	0,94
15. "	0,180	1,04	0,91	0,318	0,70	0,78
16. "	0,181	1,29	1,78	0,338	0,46	0,80
25. Juli	0,330	2,96	2,15	0,226	1,57	0,85
30. "	0,278	1,59	2,11	0,182	0,77	0,59

Die vereinte Wirkung von Darmsaft und Darmschleimhaut im Verhältniss zur Resorption lässt sich nach der folgenden Tabelle beurtheilen, welche in der entsprechenden Weise wie für die Rohrzucker (S. 576) aufgestellt wurde.

Spaltung und Resorption von Maltose.

Datum 1902	Jejunum				
	a Schleimhaut g	*b* Maltose in 1 Stunde gespalten durch Darmsaft	*c* Maltose in 1 Stunde gespalten durch Darmschleimhaut	$\frac{b+c}{a}$	Maltose in 1 Stunde durch 1 g Schleimhaut resorbirt
14. April	19,2	0,096	1,80	0,098	0,062
15. "	13,5	0,189	1,04	0,091	0,067
16. "	19,3	0,181	1,29	0,076	0,092
25. Juli	31,5	0,330	2,96	0,104	0,068
30. "	21,0	0,278	1,59	0,089	0,100

Datum 1902	Ileum				
	a Schleimhaut g	*b* Maltose in 1 Stunde gespalten durch Darmsaft	*c* Maltose in 1 Stunde gespalten durch Darmschleimhaut	$\frac{b+c}{a}$	Maltose in 1 Stunde durch 1 g Schleimhaut resorbirt
14. April	15,5	0,268	1,12	0,089	0,059
15. "	10,0	0,318	0,70	0,101	0,078
16. "	9,3	0,338	0,46	0,086	0,086
25. Juli	18,0	0,226	1,57	0,092	0,047
30. "	12,5	0,182	0,77	0,076	0,061

Auf 1 g Schleimhaut berechnet wurde im Mittel aus diesen Versuchen

Maltose im Jejunum	gespalten	0,091 g	und	resorbirt	0,078 g,
„ „ Ileum	„	0,089 g	„	„	0,066 g.

Die Gesammtwirkung der Maltase, d. h. der im Darmsaft enthaltenen, vereinigt mit der der Darmschleimhaut ist im Ileum annähernd die gleiche wie im Jejunum, wenn man das Mittel aus den angestellten Versuchen nimmt. Es überwog nicht in allen Fällen wie beim Rohrzucker die Stärke des Fermentes im Jejunum die des Ileums, sondern nur in einzelnen Fällen, in anderen war das Verhältniss ein umgekehrtes.

Im Jejunum war auch wie beim Rohrzucker das Verhältniss zwischen enzymatischer Spaltung und Resorption der Maltose ein schwankendes, in einigen Fällen war das Spaltungsvermögen grösser als das Resorptionsvermögen, in anderen wurde mehr resorbirt, als in derselben Zeit gespalten werden konnte. Im Jejunum konnte also bei der Resorption der 5 %igen Maltoselösungen ein Theil der Maltose den Darm ungespalten durchdringen. Für den Organismus ist dies ohne Bedeutung, da die Maltose nach den Beobachtungen von Röhmann und Bial[1]) auch im Blute durch die dort vorhandene Maltase gespalten werden kann. Im Ileum war dagegen bei der Resorption von 5 %igen Maltoselösungen die Fermentationskraft stets grösser als das Resorptionsvermögen.

Auch für die Maltase nehmen wir an, dass sie in den Zellen der Darmschleimhaut colloidal gelöst ist, und dass die Berührung mit diesen genügt, um die Maltose zu spalten. Zu dieser Auffassung sehen wir uns ebenso wie beim Rohrzucker durch die schon erwähnte Beobachtung veranlasst, dass die in den Darm eingefüllte und nach einiger Zeit aus demselben herausgelassene Flüssigkeit mehr Dextrose enthält, als sich in derselben Zeit ausserhalb des Darmes unter dem Einfluss der von der Darmschleimhaut abgesonderten Maltase bildet.

Das Verhalten der Maltose im Dünndarm zeigt also eine weitgehende Aehnlichkeit mit dem des Rohrzuckers, wenn auch im Einzelnen gewisse Unterschiede.

Wie der Rohrzucker wird die Maltose bei ihrer Resorption gespalten, aus dem Rohrzucker entsteht Dextrose und Laevulose, aus der Maltose nur Dextrose. Die Spaltung durch Darmsaft und Darmschleimhaut ist im Jejunum bei Einfüllung von 5 %igen Maltoselösungen, ebenso wie bei 5 %igen

1) Dieses Archiv Bd. 52 S. 133. 1892.

Rohrzuckerlösungen, noch eine annähernd vollständige, im Ileum sind die Bedingungen für die Spaltung im Verhältniss zur Resorption günstiger, insofern auch noch etwas stärker concentrirte Lösungen von Maltose (vielleicht auch von Rohrzucker) gespalten werden können.

Wie der Rohrzucker wird auch die Maltose zum kleineren Theil durch ein vom Darm secernirtes Ferment, zum grösseren Theil durch die Darmschleimhaut selbst gespalten, nur ist die Menge der secernirten Maltase besonders im Ileum verhältnissmässig grösser als die des Invertins. Wie beim Rohrzucker sind die gespaltenen Mengen Maltase ebenso wie die resorbirten Mengen, wenn man sie auf die Gewichtseinheit der Schleimhaut bezieht, im Jejunum grösser als im Ileum.

Wir sehen aus diesen Beobachtungen zugleich, dass eine 4- bis 5%ige Lösung von Rohrzucker und Maltose durch die fermentative Spaltung auf eine osmotische Spannung gebracht wird, welche der des Blutplasmas entspricht. Es reihen sich somit die Disaccharide den Salzen und den einfachen Zuckern an, insofern, als auch ihre Lösungen im Jejunum ohne Concentrationsänderungen dann resorbirt werden, wenn ihre Lösungen dem Blute isotonisch sind.

Auffallen muss es nun, dass Rohrzucker und Maltose, trotzdem sie in die Hexosen gespalten werden, langsamer resorbirt werden als letztere. Würde eine solche Spaltung nicht vorhanden sein, so würde sich die langsamere Resorption der Disaccharide durch ihre langsamere Diffusionsgeschwindigkeit erklären. Da sie aber durch Enzyme in die schneller diffundirenden Monosaccharide übergeführt werden, ist zunächst kein Grund für diesen Unterschied einzusehen. Man kann ihn vielleicht darin suchen, dass die Spaltung der Disaccharide durch die zugehörigen Enzyme eine gewisse Zeit erfordert. Wie gross dieselbe ist im Vergleich zur Resorptionsgeschwindigkeit der entsprechenden Hexosen, wissen wir nicht. Es ist aber immerhin möglich, dass sie eine nicht zu vernachlässigende Grösse ist, dass somit die langsamere Resorption des Rohrzuckers und der Maltose darauf beruht, dass zur Arbeit, welche mit der Resorption der entsprechenden einfachen Zucker verbunden ist, noch die Arbeit hinzukommt, welche die enzymatische Spaltung beider Disaccharide erfordert.

3. Spaltung von Milchzucker durch die Darmschleimhaut.

Die Zerlegung des Milchzuckers wurde zuerst von Pautz und Vogel[1]) bei einem neugeborenen Kinde und unabhängig davon fast gleichzeitig von Röhmann und Lappe[2]) beim Kalb und beim Hunde beobachtet. Dieselben wiesen zugleich ausdrücklich darauf hin, dass die Lactasewirkung beim jungen Hunde und beim Kalbe stärker als beim erwachsenen Thiere ist. Beim ausgewachsenen Rinde vermissten sie die Spaltung des Milchzuckers durch Extracte. Diese Beobachtungen fanden eine Bestätigung von E. Fischer und W. Niebel[3]), E. Weinland[4]), Portier[5]), R. Orban[6]).

E. Weinland versuchte auch festzustellen, ob alle Theile des Dünndarms den Milchzucker in gleicher Weise spalten. Seine Versuche führten ihn zu dem Schluss, dass bald der obere, bald der untere oder mittlere Theil des Darmes bei demselben Thiere eine grössere oder geringere Wirksamkeit entfaltet. Er ist geneigt, anzunehmen, dass „das Inversionsvermögen an den verschiedenen Theilen des Dünndarmschlauches zwar an sich gleich, aber dabei mit der Zeit sehr wechselnd sein könne, etwa in der Art, dass das eine Mal die eine, das nächste Mal die andere Partie der Schleimhaut invertirend wirkte, die erstere dagegen nunmehr in dieser Function vorübergehend mehr oder minder ruhte."

Nach der Schätzung von Weinland ist der Dünndarm von Kalb und Ziege anscheinend im Stande, die gesammte dem Thiere zugeführte Milchzuckermenge in Dextrose und Galaktose überzuführen.

Auch beim Kaninchen, in dessen Darminhalt sich bei der Resorption von Milchzucker kein Traubenzucker und keine Galaktose nachweisen liess, hält er die Spaltung in der lebenden Darmwand für möglich, obgleich die erwachsenen Kaninchen nach seinen eigenen Versuchen „Lactase im Dünndarm nicht producirten". Portier allerdings gibt an, dass der Dünndarm erwachsener Kaninchen Milchzucker schwach zerlegt.

---

1) Zeitschr. f. Biolog. Bd. 32 S. 305. 1895.
2) Berichte der deutsch. chem. Gesellsch. Bd. 28 S. 2506. 1895.
3) Sitzungsb. d. Akad. d. W. zu Berlin 1896 S. 78.
4) Zeitschr. f. Biol. Bd. 38. 1899.
5) Compt. rend. Soc. d. Biol. 1898 p. 387.
6) Maly's Jahresber. d. Thierchemie Bd. 29 S. 384.

Unsere Versuche zeigten uns, **dass die Schleimhaut aus dem oberen Theil des Dünndarms vom erwachsenen Hunde den Milchzucker nur zuweilen und auch hier nur in sehr geringem Umfange spaltet, die Schleimhaut aus dem unteren Theil dagegen nicht oder fast gar nicht auf denselben einwirkt.**

Versuch vom 30. Juli 1901.

Die 9,8 g wiegende Schleimhaut eines 18 cm langen Darmstückes aus dem oberen Theile des Darmes von Hund III wird 30 Minuten mit 30 ccm einer 2% igen Milchzuckerlösung digerirt. Die Lösung liefert ziemlich reichlich typische Glykosazonkrystalle. 7,5 g Schleimhaut von 18 cm Darm oberhalb des Coecums in gleicher Weise mit Milchzucker digerirt, liefert keine Glykosazonkrystalle.

Versuche vom 5. December 1901.

Bei einem durch Chloroform getödteten Hunde wird

I. ein 10 cm langes Stück 22 cm unterhalb des Pylorus,

II. ein 10 cm langes Stück unmittelbar oberhalb des Coecums vom Darme abgeschnitten.

Von beiden Stücken wird die Schleimhaut abgekratzt. Dieselbe wiegt bei I 8,2 g, bei II 3,7 g. Von beiden werden je 3,7 g mit 30 ccm einer 2% igen Milchzuckerlösung und 1 ccm Thymol eine Stunde lang bei 36° C. digerirt. Nach der Digestion wird mit 3 g essigsaurem Natrium und 3,5 ccm einer 30% igen Eisenchloridlösung gekocht, filtrirt, der Niederschlag ausgewaschen, das Filtrat auf 120 ccm aufgefüllt. Die Flüssigkeit enthält also 0,5% Zucker.

Zur Controle werden 30 ccm einer 2% igen Milchzuckerlösung mit Schleimhautmassen versetzt, möglichst schnell mit essigsaurem Eisen aufgekocht und wie oben weiter behandelt. In den Lösungen wird ebenso wie in der reinen Milchzuckerlösung das Drehungs- und Reductionsvermögen bestimmt.

	α im 1. Dec.-Rohr	10 ccm Fehling reducirt von	
0,5% Milchzuckerlösung	15—16′	13,8	
Milchzucker mit Schleimhaut ohne Digestion	15′	14,2	
Milchzucker mit Schleimhaut eine Stunde digerirt	I 16′	14,0	Glykosazon?
	II 15′	14,3	

Versuch vom 20. December 1901. (Hund IV.)

I. Vom Darmstück der Fistel wird die Schleimhaut abgekratzt; sie wiegt 13,15 g. Die ganze Menge wird zu einem gleichen Versuche wie dem vorhergehenden benutzt.

II. 27 cm langes Darmstück oberhalb des Coecums. Die Schleimhaut wiegt 9,7 g, ebenso wie I behandelt.

	α	10 ccm Fehling reducirt von
I.	16—17′	14,0
II.	15	14,3

In I werden nach dem Einengen eines aliquoten Theils der Flüssigkeit deutliche Glykosazonkrystalle erhalten, bei II ist die Anwesenheit von Glykosazon unsicher. Eine Reihe anderer ähnlicher Versuche fiel völlig negativ aus (siehe auch Versuch vom 26. Mai 1902 im Anhang.)

Dieses Resultat ist nach den schon vorliegenden Beobachtungen nicht unerwartet, es scheint aber doch sehr bemerkenswerth mit Rücksicht auf die Versuche von Fritz Voit[1]). Derselbe fand bekanntlich, dass der Milchzucker ebenso wie der Rohrzucker, wenn man ihn mit Umgehung des Darmes in den Organismus einführt, in seiner ganzen Menge mit dem Harn ausgeschieden wird.

Er sieht hierin einen indirecten Beweis dafür, dass die „Lactose, vom Darme aufgenommen, vorher der hydrolytischen Spaltung unterliegen muss". Dieser Schluss kann in dieser Allgemeinheit nicht aufrechterhalten werden. Er mag für das junge, saugende Thier gelten, er gilt aber nicht für das erwachsene Thier, z. B. für den erwachsenen Hund, an dem F. Voit seine Versuche machte. Hier hat sich eine hydrolytische Spaltung des Milchzuckers bisher nicht nachweisen lassen. Man kann nur sagen, dass in der Schleimhaut des Dünndarms eine Umwandlung des Milchzuckers erfolgt, durch welche sein Eintritt in das Blut verhindert wird. Worin dieselbe besteht, ist uns bisher unbekannt. Sie ist anscheinend an die Integrität der Darmzellen gebunden und beruht nicht auf einem enzymatischen Process, der sich bei der Digestion der zerstörten Schleimhaut mit Milchzuckerlösung zu erkennen gibt.

Das Fehlen der enzymatischen Spaltung erklärt auch die langsame Resorption des Milchzuckers. Der ungespaltene Milchzucker muss, wenn man nur den „physikalischen Factor" der Resorption berücksichtigt, langsamer als die aus ihm entstehenden einfachen Zucker resorbirt werden; denn auch seine Diffusionsgeschwindigkeit ist eine geringere. Er muss auch langsamer resorbirt werden als Rohrzucker und Maltose, welche durch die ihnen zugehörigen Enzyme in die schneller diffundirenden Hexosen

1) Deutsch. Arch. f. klin. Med. 1897 S. 523. Vgl. auch A. Dastre, Arch. de physiol. 1890 p. 103.

gespalten werden. Wäre in der Dünndarmschleimhaut des erwachsenen Hundes die Lactose in solcher Menge vorhanden, dass der Milchzucker ebenso schnell gespalten würde wie der Rohrzucker oder die Maltose, so müsste auch der Milchzucker mit derselben Geschwindigkeit resorbirt werden wie diese beiden Disaccharide. Denn von seinen Spaltungsproducten ist das eine, der Traubenzucker, allen gemeinsam, und das andere, die Galaktose, wird nicht langsamer, sondern sogar schneller resorbirt als der Traubenzucker und die Laevulose, welche bei der Spaltung von Maltose und Rohrzucker entstehen.

Versuche.

I. Resorption von Rohrzucker und Maltose in denselben Darmschlingen.

Versuch vom 6. Mai 1902.

Darmschlinge aus Jejunum.

9h 14′. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Maltoselösung.
10h 14′. Ausgeflossen 13 ccm.
10h 26′. Aufgekocht mit essigsaurem Natrium und Eisenchlorid u. s. w.
Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr. 1° 52′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,0 ccm; im Ausgeflossenen 0,45 g Maltose u. 0,128 g Dextrose,
resorbirt 1,939 g = 76,8% Maltose
" 37 ccm = 74% Wasser.
10h 23′. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Rohrzuckerlösung.
11h 23′. Ausgeflossen 3 ccm.
11h 32′. Aufgekocht u. s. w.
Vol. 70. α im 2. Dec.-Rohr. 6,5′. 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,7 ccm; im Ausgeflossenen 0,07 g Invertzucker, 0,06 g Rohrzucker,
resorbirt 2,365 g = 95% Rohrzucker
" 47 ccm = 94% Wasser.

Darmschlinge aus Ileum.

9h 30′. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Rohrzuckerlösung.
10h 30′. Ausgeflossen 15 ccm.
10h 40′. Aufgekocht u. s. w.
Vol. 79. α im 2 Dec.-Rohr 1° 33,5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 13,0 ccm; im Ausgeflossenen 0,277 g Invertzucker u. 0,912 g Rohrzucker,
resorbirt 1,31 g = 52,4% Rohrzucker,
" 35 ccm = 70% Wasser.

10h 38'. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Maltoselösung.
11h 38'. Ausgeflossen 24 ccm.
11h 45'. Aufgekocht u. s. w.

Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 5° 6,5'; mit gleichem Volumen Wasser verdünnt, 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,10 ccm; im Ausgeflossenen 1,33 g Maltose u. 0,125 g Dextrose,
resorbirt 1,045 g = 42,9% Maltose,
" 26 ccm = 52% Wasser.

Versuch vom 10. Mai 1902.

Jejunumschlinge.

Länge der Schlinge nach Abkratzen der Schleimhaut 35 cm, Gewicht der Schleimhaut 19 g.

9h 10'. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Rohrzuckerlösung.
10h 10'. Ausgeflossen 7,1 ccm.
10h 20'. Aufgekocht u. s. w.

Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 17,5'. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 15,0 ccm; im Ausgeflossenen 0,120 g Invertzucker u. 0,194 g Rohrzucker,
resorbirt 2,186 g = 87,2% Rohrzucker,
" 42,9 ccm = 86% Wasser.

10h 18'. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Maltoselösung.
11h 18'. Ausgeflossen 18 ccm.
11h 22'. Aufgekocht u. s. w.

Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 3° 8'. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 5,3 ccm; im Ausgeflossenen 0,782 g Maltose u. 0,180 g Dextrose,
resorbirt 1,538 g = 61% Maltose,
" 32 ccm = 64% Wasser.

Ileumschlinge.

32 cm lang, Gewicht der Schleimhaut 10 g.

9h 22'. Eingefüllt 40 ccm 5%ige Maltoselösung (Darm prall gefüllt).
10h 22'. Ausgeflossen 19,5 ccm.
10h 32'. Aufgekocht u. s. w.

Vol. 70. α im 1 Dec.-Rohr 2° 7'; mit dem gleichen Vol. Wasser verdünnt, 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,5 ccm; im Ausgeflossenen 1,04 g Maltose u. 0,262 g Dextrose,
resorbirt 0,800 g = 40,0% Maltose,
" 20,0 ccm = 51% Wasser.

10h 30'. Eingefüllt 40 ccm 5%ige Rohrzuckerlösung.
11h 30'. Ausgeflossen 17 ccm.
11h 35'. Aufgekocht u. s. w.

Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 53'. 5 ccm Fehling'sche Lösung

reducirt von 6,5 ccm; im Ausgeflossenen 0,278 g Invertzucker und 1,092 g Rohrzucker,

resorbirt 0,630 g = 31,5 % Rohrzucker,
„ 23 ccm = 57,5 % Wasser.

II. Rohrzuckerversuche.

Versuch vom 21. März 1902.

Jejunum:

1. Eingefüllt 40 ccm 5%ige Rohrzuckerlösung, ausgeflossen, nach 1 Stunde nichts, Schlinge mit Kochsalzlösung ausgespült. Vol. 30. α im 1 Dec.-Rohr = 1,5′. 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 15 ccm, im Ausgeflossenen 0,02 g Invertzucker u. 0,018 g Rohrzucker,
   resorbirt 1,962 g = 98,7 % Rohrzucker
   „ 40 ccm = 100 % Wasser,
   „ von 1 g Schleimhaut 0,096 g Rohrzucker,
   „ „ 1 g „ 1,97 ccm Wasser.
2. Schleimhaut, Gewicht 20,3 g, 6 g mit 21 ccm 5%iger Rohrzuckerlösung und 1 ccm 10%iger alkoholischer Thymollösung 1 Stunde in der Wärme digerirt. Vol. 130. α im 1 Dec.-Rohr 12′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 13,7 ccm, gebildet 0,489 g Invertzucker = 0,081 g pro 1 g Schleimhaut.

Ileum:

1. Eingefüllt 38 ccm 5%iger Rohrzuckerlösung, ausgeflossen nach 1 Stunde 11,0 ccm. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 17′. 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,8 ccm, im Ausgeflossenen 0,182 g Invertzucker und 0,572 g Rohrzucker,
   resorbirt 1,146 g = 60,4 % Rohrzucker,
   „ 27 ccm = 71 % Wasser,
   „ von 1 g Schleimhaut 0,079 g Rohrzucker,
   „ „ 1 „ „ 1,86 ccm Wasser.
2. Schleimhaut, Gewicht 14,5 g, 6 g mit 14 ccm 5%iger Rohrzuckerlösung und 1 ccm 10%iger alkoholischer Thymollösung 1 Stunde in der Wärme digerirt. Vol. 130. α im 1 Dec.-Rohr 3′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,9 ccm, gebildet 0,425 g Invertzucker = 0,071 g auf 1 g Schleimhaut.

Versuch vom 22. März 1902.

Jejunum:

1. Eingefüllt 40 ccm 5%iger Rohrzuckerlösung, ausgeflossen nach 45 Minuten 6,0 ccm. Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 2′. 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,7 ccm, im Ausgeflossenen 0,118 g Invertzucker und 0,086 g Rohrzucker,
   resorbirt 1,796 g = 89,8 % Rohrzucker,
   „ 34 ccm = 85 % Wasser,
   „ von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde 0,107 g Rohrzucker,
   „ „ 1 „ „ „ 1 „ 2,02 ccm Wasser.

2. Schleimhaut, Gewicht 22,4 g, 11,2 g mit 25 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung 45 Minuten digerirt. Vol. 130. α im 1 Dec.-Rohr 9,5'. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,4 ccm, gebildet 0,713 g Invertzucker = 0,085 g auf 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Ileum:

1. Eingefüllt 38 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung, ausgeflossen nach 1 Stunde 12,0 ccm. Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 26'. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,6 ccm, im Ausgeflossenen 0,243 g Invertzucker und 0,732 g Rohrzucker,
   resorbirt 0,925 g = 48,6 % Rohrzucker,
   „ 26 ccm = 68,3 % Wasser,
   „ von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde 0,071 g Rohrzucker,
   „ „ 1 „ „ „ 1 „ 2,0 ccm Wasser.
2. Schleimhaut, Gewicht 13,0 g, 6,5 g mit 25 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung 1 Stunde digerirt. Vol. 130. α im 1 Dec.-Rohr 19'. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 14,0 ccm, gebildet 0,479 g Invertzucker = 0,074 g auf 1 g Schleimhaut.

Versuch vom 3. April 1902.

Jejunum: Länge der Schlinge 35 cm.[1])

1. Eingefüllt 40 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung, ausgeflossen nach 15 Minuten 25 ccm.
   a) Die eine Hälfte aufgekocht u. s. w. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 58,5', 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 15,3 ccm,
      im Ausgeflossenen 2 Mal 0,118 = 0,236 g Invertzucker,
      „ „ 2 „ 0,549 = 1,098 g Rohrzucker,
      in einer Viertelstunde resorbirt 0,666 g = 33,3 % Rohrzucker,
      „ „ „ „ 15 ccm = 37,5 % Wasser,
      von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde resorbirt 0,116 g Rohrzucker,
      „ 1 g „ „ 1 „ „ 2,6 ccm Wasser.
   b) Die andere Hälfte mit 10 Tropfen 10 %iger alkoholischer Thymollösung 1 Stunde in der Wärme digerirt. Vol. 70. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,25 ccm, auf Gesammtmenge des Ausgeflossenen berechnet 2 × 0,218 = 0,438 g Invertzucker, bei 1stündiger Digestion des Ausgeflossenen gebildet 0,202 g Invertzucker.
2. Schleimhaut, Gewicht 23 g. 11,5 g mit 40 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung und Thymol 1 Stunde in der Wärme digerirt. Vol. 100. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 4,8 ccm, gebildet 1,07 g Invertzucker = 0,093 g auf 1 g Schleimhaut.

Ileum: Länge 47 cm.

1. Eingefüllt 40 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung (Schlinge stark abgekühlt), ausgeflossen nach 15 Minuten 30 ccm.

---

1) In diesem und den folgenden Versuchen stets nach Abkratzen der Schleimhaut gemessen.

a) Die eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 25′, 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,7 ccm,
im Ausgeflossenen 2 Mal 0,074 = 0,148 g Invertzucker,
" " 2 " 0,771 = 1,542 g Rohrzucker,
in einer Viertelstunde resorbirt 0,31 g = 15,5 % Rohrzucker,
" " " " 20 ccm = 50 % Wasser,
in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut resorbirt 0,093 g Rohrzucker,
" 1 " " 1 g " " 3,0 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte 1 Stunde digerirt. Vol. 70. α im 1 Dec.-Rohr 39,5′, 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 14,9 ccm, auf Gesammtmenge des Ausgeflossenen berechnet 0,242 g Invertzucker, bei der Digestion gebildet 0,094 g Invertzucker.

2. Schleimhaut, Gewicht 13,3 g. 6,65 g mit 40 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung 1 Stunde digerirt. Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 49′, 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,8 ccm, gebildet 0,585 g Invertzucker = 0,08 g auf 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Versuch vom 7. April 1902.

Jejunum: Länge 30 cm.

1. Eingefüllt 32 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung, ausgeflossen nach einer halben Stunde 15,5 ccm.

a) Die eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 25′. 2 ccm Fehling-sche Lösung reducirt von 6,8 ccm
im Ausgeflossenen 2 Mal 0,106 = 0,212 g Invertzucker,
" " 2 " 0,254 = 0,508 g Rohrzucker,
in ½ Stunde resorbirt 0,88 g = 55,0 % Rohrzucker,
" ½ " " 16,5 ccm = 51,5 % Wasser,
" 1 " von 1 g Schleimhaut resorbirt 0,103 g Rohrzucker,
" 1 " " 1 " " " 1,94 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte 1 Stunde digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 21′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 13,0 ccm,
auf Gesammtvolumen berechnet 0,278 g Invertzucker,
bei der Digestion gebildet 0,066 g Invertzucker.

2. Schleimhaut, Gewicht 17,0 g. 8,5 g mit 32 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung 1 Stunde digerirt. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 19′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,7 ccm, gebildet 0,828 g Invertzucker = 0,097 g auf 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Ileum: Länge 40 ccm.

1. Eingefüllt 32 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung, ausgeflossen nach einer halben Stunde 17 ccm.

a) Die eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 47′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 12,8 ccm
im Ausgeflossenen 0,283 g Invertzucker und 0,918 g Rohrzucker,

resorbirt 0,399 = 24,9 % Rohrzucker,
„ 15 ccm = 46,7 % Wasser,
„ von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde 0,079 g Rohrzucker,
„ „ 1 g „ „ 1 „ 3,0 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte 1 Stunde digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 35′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,3 ccm,
auf Gesammtmenge berechnet 0,390 g Invertzucker,
bei der Digestion gebildet 0,107 g Invertzucker.

2. Schleimhaut, Gewicht 10 g. 5 g mit 32 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung 1 Stunde digerirt. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 32′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 17,0 ccm, gebildet 0,424 g Invertzucker = 0,085 auf 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Anmerkung: Länge des ganzen Dünndarms 225 cm, Gewicht der Schleimhaut 53 g.

Versuch vom 13. Mai 1902.

Gewicht des Hundes 10,7 Kilo, Körperlänge 76 cm, Länge des Dünndarms 273 cm, Gewicht der Dünndarmschleimhaut 139 g.

Jejunum: Länge 35 cm.

1. 8h 59′. Eingefüllt 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung.
9h 29′. Ausgeflossen 26 ccm.

a) 9h 37′. Eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 49′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,9 ccm,
im Ausgeflossenen 0,332 g Invertzucker und 0,970 g Rohrzucker,
resorbirt 1,198 g = 47,9 % Rohrzucker,
„ 24 ccm = 48% Wasser,
„ in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut 0,09 g Rohrzucker,
„ „ 1 „ „ 1 „ „ 1,84 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte des Ausgeflossenen 1 Stunde digerirt. Vol. 70. α im 1 Dec.-Rohr. 21,5′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,8 ccm,
auf Gesammtmenge berechnet 0,450 g Invertzucker
„ „ gebildet 0,118 g „

2. Schleimhaut, Gewicht 26 g, 13 g von 11h 20′—12h 20′ mit 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung digerirt. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 36′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,8 ccm, gebildet 0,925 g Invertzucker = 0,071 g auf 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Ileum: Länge 38 cm.

1. 9h 21′. Eingefüllt 40 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung.
9h 51′. Ausgeflossen 25 ccm.

a) 9h 59′. Eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 23,5′. 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,2 ccm, im Ausgeflossenen 0,200 g Invertzucker und 1,524 g Rohrzucker,
resorbirt 0,276 g = 13,8 % Rohrzucker,
„ 15 ccm = 37,5 % Wasser,
„ in 1 Stunde auf 1 g Schleimhaut 0,042 g Rohrzucker,
„ „ 1 „ „ 1 „ „ 2,31 ccm Wasser.

b) 1 Stunde ohne Zusatz von Thymol digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 15,5′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 12,8 ccm,
auf Gesammtmenge berechnet 0,141 g Invertzucker,
gebildet 0,082 „ „

2. Schleimhaut, Gewicht 13 g, 6,5 g mit 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung von 11h 42′—12h 52′ digerirt. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 55,5′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,4 ccm, Invertzucker gebildet 0,430 g = 0,057 g von 1 g Schleimhautin 1 Stunde.

Versuch vom 16. Mai 1902.

Gewicht des Hundes 13,1 kg, Länge 85 cm, Länge des Dünndarmes nach Entfernung der Schleimhaut 347 cm, Gewicht der Schleimhaut 172 g, Darm bei Eröffnung der Bauchhöhle stark injicirt, etwas cyanotisch.

Jejunum: Länge 30 cm.

1. 9h 2′. Eingefüllt 60 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung.
9h 32′. Ausgeflossen 33 ccm.

a) 9h 42′. Die eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 10,5′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,4 ccm, im Ausgeflossenen 0,346 g Invertzucker und 1,35 g Rohrzucker,
resorbirt 1,30 g = 43,3 % Rohrzucker,
„ 27 ccm = 45 % Wasser,
„ in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut 0,131 g Rohrzucker,
„ „ 1 „ „ 1 „ „ 2,7 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte ohne Zusatz 1 Stunde digerirt. Vol. 71. α im 2 Dec.-Rohr 58,5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 14,5 ccm,
auf Gesammtmenge berechnet 0,504 g Invertzucker,
gebildet 0,158 „ „

2. Schleimhaut, Gewicht 20 g, 11h 18′—12h 18′ 10 g mit 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung digerirt. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 36,5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,45 ccm, gebildet 0,969 g Invertzucker = 0,097 g von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Ileum: 27 cm lang.

1. 9h 22′. Eingefüllt 40 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung.
9h 52′. Ausgeflossen 34 ccm.

a) 10h. Eine Hälfte aufgekocht. Vol. 68. α im 1 Dec.-Rohr 34′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 11,8 ccm, im Ausgeflossenen 0,594 g Invertzucker und 1,358 g Rohrzucker,
resorbirt 0,068 g = 3,4 % Rohrzucker,
„ 6 ccm = 15 % Wasser,
„ von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde 0,01 Rohrzucker.

b) Die andere Hälfte 1 Stunde ohne Zusatz von Thymol digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 51,5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,2 ccm,
auf Gesammtmenge berechnet 0,708 g Invertzucker,
gebildet 0,116 „ „

c) Schleimhaut, Gewicht 10 g, 5 g von 11h 26′—12h 26′ mit 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung digerirt. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 58′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,1 ccm, gebildet 0,357 g Invertzucker = 0,071 g auf 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Versuch vom 25. Mai 1902.

Gewicht des Hundes 10,7 kg, Länge des Körpers 82 cm, Länge des Dünndarms nach Abkratzen der Schleimhaut 332 cm, Gewicht der Schleimhaut 223 g.

Jejunum: Länge 36 cm.

1. 9h 23′. Eingefüllt 60 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung.
   9h 53′. Ausgeflossen 28 ccm.

a) 10h 25′. Die eine Hälfte aufgekocht. Vol. 72. α im 2 Dec.-Rohr 51,0′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,5 ccm, im Ausgeflossenen 0,436 g Invertzucker und 1,066 Rohrzucker,
   resorbirt 1,50 g = 49,9 % Rohrzucker,
   „ 32 ccm = 53 % Wasser,
   „ in 1 Stunde auf 1 g Schleimhaut 0,102 g Rohrzucker,
   „ „ 1 „ „ 1 g „ 2,2 ccm Wasser.

b) von 10h 25′—11h 25′ ohne Thymol nach Zusatz von 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung digerirt. Vol. 140. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,3 ccm, in der Gesammtmenge 0,776 g Invertzucker, gebildet 0,340 g Invertzucker.

2. Schleimhaut, Gewicht 29 g, 5 g von 11h 51′—12h 21′ mit 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung digerirt, gebildet 0,284 g Invertzucker = 0,114 g von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

Ileum: Länge 36 cm.

1. 9h 3′. Eingefüllt 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung,
   9h 33′. Ausgeflossen 27 ccm.

a) 9h 46′. Eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 34′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 12,9 ccm, im Ausgeflossenen 0,280 g Invertzucker und 1,734 g Rohrzucker,
   resorbirt 0,482 g = 19,5 % Rohrzucker,
   „ 23 ccm = 46 % Wasser,
   „ in 1 Stunde auf 1 g Schleimhaut 0,072 g Rohrzucker,
   „ „ 1 „ „ 1 g „ 3,41 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte von 9h 40′—10h 40′ mit 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung ohne Zusatz von Thymol digerirt. Vol. 140. 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,3 ccm, auf Gesammtvolumen 0,396 g Invertzucker, gebildet 0,116 g Invertzucker.

2. Schleimhaut, Gewicht 13,5 g, 5 g mit 50 ccm 5 %iger Rohrzuckerlösung von 11h 57′—12h 57′ digerirt. Vol. 140. 2 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,7 ccm, gebildet 0,166 g Invertzucker = 0,066 von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde.

III. Maltoseversuche.

Versuch vom 5. December 1901.

Mittelgrosser Hund, durch Chloroform getödtet. Länge des Darms 376 cm.

1. 10 cm langes Stück, 33 cm vom Pylorus entfernt. Gewicht der Schleimhaut 7,7 g, 4 g Schleimhaut mit 30 ccm 2 %iger Maltoselösung und 1 ccm Toluol eine Stunde bei 36° C. digerirt. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 25′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 12,5 ccm. 0,260 g Maltose und 0,310 g Dextrose.
2. 10 cm langes Stück, 12 cm vom Coecum entfernt. Gewicht der Schleimhaut 4,0 g. Diese mit 30 ccm 2 %iger Maltoselösung und 1 ccm Toluol 1 Stunde bei 36° C. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 30′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 13,9 ccm. 0,391 g Maltose und 0,181 g Dextrose.

Versuch vom 20. December 1901. (Hund IV.)

1. 10 cm langes Stück Dünndarm, unmittelbar unterhalb des Duodenums. Gewicht der Schleimhaut 5,25 g, 3,35 g Schleimhaut mit 30 ccm 2 %iger Maltoselösung und 1 ccm Toluol 1 Stunde in der Wärme. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 24′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 12,2 ccm. 0,233 g Maltose und 0,340 g Dextrose.
2. 10 cm langes Stück, 13 cm oberhalb des Coecums. Gewicht der Schleimhaut 3,35 g. Diese mit 30 ccm 2 %iger Maltoselösung und 1 ccm Toluol 1 Stunde in der Wärme. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 29′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 13,6 ccm. 0,365 g Maltose und 0,204 g Dextrose.

Versuch vom 14. Februar 1902.

Jejunum:

1. Eingeflossen 30 ccm 3 %iger Maltoselösung, ausgeflossen nach 1 Stunde nichts.

Ileum:

2. Eingeflossen 30 ccm 3 %iger Maltoselösung, ausgeflossen nach 1 Stunde 9 ccm. Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 23′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 20,5 ccm. 0,267 g Maltose und 0,072 g Dextrose.
   resorbirt in 1 Stunde 0,561 g = 62,5 % Maltose,
   „ „ 1 „ 21 ccm = 70,0 % Wasser.

Versuch vom 15. Februar 1902.

Hund 12 Stunden vor dem Versuch gefüttert.

Jejunum:

1. Eingefüllt 44 ccm 3 %iger Maltoselösung, ausgeflossen nach 1 Stunde 8 ccm. Vol. 90. α im 1 Dec.-Rohr 27′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,3 ccm. 0,291 g Maltose und 0,053 g Dextrose,
   resorbirt in 1 Stunde 0,976 g = 74,5 % Maltose,
   „ „ 1 „ 36 ccm = 82,0 % Wasser,
   „ „ 1 „ von 1 g Schleimhaut 0,06 g Maltose,
   „ „ 1 „ „ 1 „ „ 2,24 ccm Wasser.

2. Schleimhaut, Gewicht 16,1 g. 6 g mit 30 ccm 5%iger Maltoselösung und 1 ccm 10%iger Thymollösung 1 Stunde in der Wärme digerirt; Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 1° 31′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 5,0 ccm. 1,04 g Maltose und 0,34 g Dextrose,
   von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde gespalten 0,057 g Maltose.

Ileum:

1. Eingefüllt 35 ccm 3%iger Maltoselösung, ausgeflossen nach 40 Minuten 20 ccm. Vol. 90. α im 1 Dec.-Rohr 51′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,4 ccm. 0,565 g Maltose und 0,068 g Dextrose,
   in 40 Minuten resorbirt 0,417 g Maltose,
   „ 1 Stunde „ 0,626 g = 59,6% Maltose,
   „ 1 „ „ 30 ccm = 75% Wasser,
   „ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,067 g Maltose,
   „ 1 „ „ „ 1 „ „ 3,22 ccm Wasser.
2. Schleimhaut, Gewicht 9,3 g. 6 g mit 30 ccm 5%iger Maltoselösung und 1 ccm 10%iger Thymollösung 40 Minuten in der Wärme digerirt. Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 1° 40′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 5,3 ccm. 1,22 g Maltose und 0,153 g Dextrose,
   in 40 Minuten gespalten 0,153 g Maltose,
   „ 1 Stunde „ 0,230 „ „
   „ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,038 g Maltose.

Versuch vom 18. Februar 1902.

Jejunum:

1. Eingefüllt 41,4 ccm 5%iger Rohrzuckerlösung, ausgeflossen nach einer Stunde 17,5 ccm. Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 60′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,0 ccm. 0,656 g Maltose und 0,286 g Dextrose,
   in 1 Stunde resorbirt 1,128 g = 54,5% Maltose,
   „ 1 „ „ 23,9 ccm = 57,7% Wasser,
   „ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,071 g Maltose,
   „ 1 „ „ „ 1 „ „ 1,51 ccm Wasser.
2. Schleimhaut, Gewicht 15,8 g. 6 g mit 30 ccm 5%iger Maltoselösung und 1 ccm Thymollösung 1 Stunde. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 1° 5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,1 ccm. 0,822 g Maltose 0,445 g Dextrose,
   in 1 Stunde von der Gesammtschleimhaut gespalten 1,17 g Maltose,
   „ 1 „ „ 1 g Schleimhaut gespalten 0,074 g Maltose.

Ileum:

1. Eingeflossen 33,5 ccm 5%iger Maltoselösung, ausgeflossen nach 1 Stunde 15 ccm. Vol. 100. α im 1 Dec.-Rohr 65′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,1 ccm, 0,685 g Maltose und 0,379 g Dextrose,
   in 1 Stunde resorbirt 0,611 g = 36,5% Maltose,
   „ 1 „ „ 18,5 ccm = 55,2% Wasser,
   „ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,058 g Maltose,
   „ 1 „ „ „ 1 g „ 1,76 ccm Wasser.

2. Schleimhaut, Gewicht 10,5 g. 6 g mit 30 ccm 5%iger Maltoselösung 1 Stunde u. s. w. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 1° 9′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,3 ccm. 0,922 g Maltose 0,355 g Dextrose,

in 1 Stunde von der Gesammtschleimhaut gespalten 0,62 g Maltose,
„ 1 „ „ 1 g Schleimhaut gespalten 0,059 g Maltose.

Versuch vom 19. Februar 1902.

Jejunum:

1. Eingefüllt 33,3 ccm 4,5%iger Maltoselösung, ausgeflossen 5,0 ccm nach 1 Stunde. Vol. 110. α im 1 Dec.-Rohr 15′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 18,5 ccm. 0,206 g Maltose und 0,016 g Dextrose,

in 1 Stunde resorbirt 1,279 g = 85,2% Maltose,
„ 1 „ „ 28,3 ccm = 85% Wasser,
„ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,100 g Maltose,
„ 1 „ „ „ 1 „ „ 2,2 ccm Wasser.

2. Schleimhaut, Gewicht 12,7 g. 5,8 g mit 30 ccm 5%iger Maltoselösung digerirt. Vol. 152. α im 1 Dec.-Rohr 1° 5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,8 ccm. 1,11 g Maltose und 0,400 g Dextrose,

in 1 Stunde von der Gesammtschleimhaut gespalten 0,875 g Maltose,
„ 1 „ „ 1 g Schleimhaut gespalten 0,069 g Maltose.

Ileum:

1. Eingefüllt 30 ccm 4,5%iger Maltoselösung, ausgeflossen 13,0 ccm nach 1 Stunde. Vol. 110. α im 1 Dec.-Rohr 1° 2′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,9 ccm. 0,806 g Maltose und 0,176 g Dextrose,

in 1 Stunde resorbirt 0,368 g = 27,3% Maltose,
„ 1 „ „ 1,7 ccm = 56,6% Wasser,
„ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,063 g Maltose,
„ 1 „ „ „ 1 „ „ 2,93 ccm Wasser.

2. Schleimhaut, Gewicht 5,8 g. Diese mit 3,4 ccm 4,5%iger Maltoselösung 1 Stunde u. s. w. Vol. 152. α im 1 Dec.-Rohr 1° 8′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,7 ccm. 1,185 g Maltose und 0,375 g Dextrose,

von der Gesammtschleimhaut in 1 Stunde gespalten 0,375 g Maltose,
von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde gespalten 0,064 g Maltose.

Versuch vom 26. Februar 1902.

Jejunum:

1. Eingeflossen 40 ccm 5%iger Maltoselösung, ausgeflossen 13 ccm nach 1 Stunde. Vol. 120. α im 2 Dec.-Rohr 1° 18′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,3 ccm, 0,498 g Maltose und 0,258 g Dextrose,

in 1 Stunde resorbirt 1,244 g = 62,2% Maltose,
„ 1 „ „ 27 ccm = 67,5% Wasser,
„ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,068 g Maltose,
„ 1 „ „ „ 1 „ „ 1,47 ccm Wasser.

2. Schleimhaut, Gewicht 18,3 g. 6 g mit 30 ccm 5 %iger Maltoselösung 1 Stunde u. s. w. Vol. 150. α im 1 Dec.-Rohr 62′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,3 ccm. 0,975 g Maltose und 0,551 g Dextrose,
   in 1 Stunde von der Gesammtschleimhaut gespalten 1,68 g Maltose,
   „ 1 „ „ 1 g Schleimhaut gespalten 0,092 g Maltose.

Ileum:

1. Eingefüllt 37,3 ccm 5 %iger Maltoselösung, ausgeflossen nach 1 Stunde 18,5 ccm. Vol. 150. α im 2 Dec.-Rohr 2° 4′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,5 ccm, 1,14 g Maltose und 1,143 Dextrose,
   in 1 Stunde resorbirt 0,582 g = 31,4 % Maltose,
   „ 1 „ „ 18,8 ccm = 50,0 % Wasser,
   „ 1 „ „ von 1 g Schleimhaut 0,054 g Maltose,
   „ 1 „ „ „ 1 „ „ 1,74 „ Wasser.
2. Schleimhaut, Gewicht 10,8 g, 6 g mit 30 ccm 5 %iger Maltoselösung 1 Stunde u. s. w. Vol. 150. α im 1 Dec.-Rohr 65′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,4 ccm, 1,058 g Maltose und 0,486 g Dextrose,
   von der Gesammtschleimhaut in 1 Stunde gespalten 0,875 g Maltose,
   von 1 g Schleimhaut „ 1 „ „ 0,081 g Maltose.

Versuch vom 14. April 1902.

Gewicht des Hundes 14,0 kg, Länge 81 cm, Länge des Dünndarms 280 cm, Gewicht der Schleimhaut 119 g.

Jejunum: Länge 40 cm.

1. Eingefüllt 50 ccm 5 %iger Maltoselösung, ausgeflossen nach 15 Minuten 35 ccm.
   a) Eine Hälfte aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 3° 8′. Vierfach verdünnt, 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,0 ccm, im Ausgeflossenen 1,44 g Maltose und 0,768 g Dextrose,
      in 1/4 Stunde resorbirt 0,298 = 11,9 % Maltose,
      „ 1/4 „ „ 15 ccm = 30 % Wasser,
      von 1 g Schleimhaut in 1 Stunde resorbirt 0,062 g Maltose,
      „ 1 „ „ „ 1 „ „ 3,13 ccm Wasser.
   b) Die andere Hälfte 1 Stunde unter Zusatz von Thymol digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 42′. Zweifach verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,4 ccm. 0,535 g Maltose und 0,482 g Dextrose,
      in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,096 g Maltose.
2. Schleimhaut, Gewicht 19,2 g. 9,6 g mit 50 ccm 5 %iger Maltoselösung 1/4 Stunde digerirt. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr 2° 24′. Vierfach verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,6 ccm. 2,14 g Maltose und 0,226 g Dextrose,
   in 1/4 Stunde gespalten 0,226 g Maltose,
   von der Gesammtschleimhaut in 1 Stunde gespalten 1,89 g Maltose,
   „ 1 g Schleimhaut „ 1 „ „ 0,095 g „

Ileum: Länge 35 cm.

1. Darm vor und während des Einfüllens stark contrahirt, so dass nur allmählich 50 ccm der 5 %igen Maltoselösung einfliessen. Ausgeflossen nach 1/4 Stunde 50 ccm (!).

a) eine Hälfte 6 Minuten nach dem Ausfliessen aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 3° 47′. Vierfach verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,8 ccm, im Ausgeflossenen 1,90 g Maltose und 0,362 g Dextrose;

in 1/4 Stunde resorbirt 0,234 g = 9,12 % Maltose,
„ 1/4 „ „ 0,0 ccm = 0 % Wasser;
1 g Schleimhaut resorbirt in 1 Stunde 0,059 g Maltose,
1 g „ „ „ 1 „ kein Wasser.

b) Die andere Hälfte 1 Stunde mit Thymol digerirt. Vol. 100. α im 2 Dec.-Rohr 2° 20′. Doppelt verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 12,4 ccm. 0,773 g Maltose und 0,315 g Dextrose, in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,268 g.

2. Schleimhaut, Gewicht 15,5 g. 7,7 g mit 50 ccm 5 %iger Maltoselösung 1/4 Stunde u. s. w. Vol. 120. α im 1 Dec.-Rohr = 2° 25′. Vierfach verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,8 ccm. 2,18 g Maltose und 0,14 g Dextrose,

in 1/4 Stunde gespalten 0,14 g Maltose,
von der Gesammtschleimhaut in 1 Stunde gespalten 1,12 g Maltose,
von 1 g Schleimhaut „ 1 „ „ 0,072 g „

Versuch vom 15. April 1902.

Körpergewicht 9 kg, Körperlänge 77 cm, Darmlänge 253 cm. Schleimhautgewicht 90,5 g.

Jejunum. Länge 28 cm.

1. Eingefüllt 36 ccm 5 %iger Maltoselösung, ausgeflossen 24 ccm nach 1/2 Stunde.

a) Eine Hälfte 8 Minuten nach dem Ausfliessen mit essigsaurem Eisen aufgekocht u. s. w. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 19′. Auf's Doppelte verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,6 ccm, im Ausgeflossenen 1,192 g Maltose und 0,152 g Dextrose,

resorbirt in 1/2 Stunde 0,456 g = 25,3 % Maltose,
„ „ 1/2 „ 12 ccm = 33,3 % Wasser,
1 g Schleimhaut resorbirt in 1 Stunde 0,067 g Maltose,
1 g „ „ „ 1 „ 1,77 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte 1 Stunde unter Zusatz von Thymol digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 3′. Auf das Doppelte verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,3 ccm; 0,484 g Maltose und 0,166 g Dextrose; in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,180 g.

2. Schleimhaut. Gewicht 13,5 g, 6,75 g mit 50 ccm 5 %iger Maltoselösung 1 Stunde digerirt u. s. w. Vol. 150. α im 1 Dec.-Rohr 1° 52′. Vierfach verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,4 ccm. 1,95 g Maltose und 0,522 g Dextrose,

in 1 Stunde von der Gesammtschleimhaut gespalten 1,04 g Maltose,
in 1 Stunde von 1 g Schleimhaut gespalten 0,077 g Maltose.

Ileum: Länge 35 cm.

1. Eingefüllt 36 ccm 5%ige Maltoselösung, ausgeflossen nach 1/2 Stunde 23 ccm.
   a) eine Hälfte nach 6 Minuten aufgekocht u. s. w. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 20′. Doppelt verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,0 ccm, im Ausgeflossenen 1,158 g Maltose und 0,252 g Dextrose,
      in 1/2 Stunde resorbirt 0,390 g = 21,6% Maltose,
      „ 1/2 „ „ 13 ccm = 36% Wasser,
      1 g Schleimhaut resorbirt in 1 Stunde 0,078 g Maltose,
      1 „ „ „ „ 1 „ 2,6 ccm Wasser.
   b) Die andere Hälfte 1 Stunde digerirt. Vol. 80. α im 2 Dec.-Rohr 1° 41′. Doppelt verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 7,3 ccm, 0,404 g Maltose und 0,285 g Dextrose, in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,318 g Maltose.
2. Schleimhaut, Gewicht 10 g. 5 g mit 50 ccm 5%iger Maltoselösung 1 Stunde digerirt. Vol. 150. α im 1 Dec.-Rohr 1° 56′. Vierfach verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,8 ccm, 2,09 g Maltose und 0,352 g Dextrose.
      in 1 Stunde von der Gesammtschleimhaut gespalten 0,704 g Maltose,
      „ 1 „ „ 1 g Schleimhaut gespalten 0,070 g Maltose.

Versuch vom 16. April 1902.

Gewicht 11,2 Kg, Länge 72 cm, Darmlänge 331 cm, Schleimhaut 173 g.

Jejunum, 24 cm lang:

1. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Maltoselösung, ausgeflossen 31 ccm nach 1/2 Stunde.
   a) Eine Hälfte nach 7 Minuten aufgekocht. Vol. 140. α im 2 Dec.-Rohr 1° 24′. 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,4 ccm, im Ausgeflossenen 1,45 g Maltose = 0,155 g Dextrose,
      in 1/2 Stunde resorbirt 0,893 g = 35,7% Maltose,
      „ 1/2 „ „ 19 ccm = 38% Wasser,
      „ 1 „ von 1 g Schleimhaut resorbirt 0,092 g Maltose,
      „ 1 „ „ 1 „ „ „ 1,97 ccm Wasser.
   b) Die andere Hälfte 1 Stunde digerirt. Vol. 80. α im 2 Dec.-Rohr 2° 23′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,7 ccm, 0,669 g Maltose und 0,168 g Dextrose, in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,181 g Maltose.
2. Schleimhaut, Gewicht 19,3 g. 9,65 g mit 40 ccm 5%iger Maltoselösung 1 Stunde u. s. w. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 1° 27′. Doppelt verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,4 ccm, 1,309 g Maltose und 0,645 g Dextrose,
   Gesammtschleimhaut spaltet in 1 Stunde 1,29 g Maltose,
   1 g Schleimhaut „ „ 1 „ 0,067 g „

Ileum: 24 cm lang.

1. Eingefüllt 50 ccm 5%iger Maltoselösung, ausgeflossen 34,5 ccm nach ½ Stunde.

a) Eine Hälfte nach 6 Minuten aufgekocht u. s. w. Vol. 70. α in 2 Dec.-Rohr 3° 42′. Doppelt verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 9,9 ccm, im Ausgeflossenen 1,932 g Maltose und 0,168 g Dextrose,
in ½ Stunde resorbirt 0,400 g = 16,0% Maltose,
„ ½ „ „ 15,5 ccm = 31,0% Wasser,
1 g Schleimhaut resorbirt in 1 Stunde 0,086 g Maltose,
1 „ „ „ „ 1 „ 3,33 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte 1 Stunde digerirt. Vol. 80. α im 2 Dec.-Rohr 2° 46′. Doppelt verdünnt: 5 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 5,4 ccm, 0,753 g Maltose und 0,253 g Dextrose, in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,338 g Maltose.

2. Schleimhaut, Gewicht 9,3 g, 4,65 g digerirt mit 40 ccm 5%iger Maltoselösung 1 Stunde u. s. w. Vol. 140. α im 1 Dec.-Rohr 1° 36′. Doppelt verdünnt: 5 ccm Fehlings'sche Lösung reducirt von 5,5 ccm, 1,645 g Maltose und 0,230 g Dextrose.
Von Gesammtschleimhaut in 1 Stunde gespalten 0,460 g Maltose,
„ 1 g Schleimhaut „ 1 „ „ 0,049 „ „

Versuch vom 25. Juli 1902.

Körpergewicht 11,25 kg, Körperlänge 82 cm, Darmlänge 304 cm, Gewicht der Dünndarmschleimhaut 216,5 g.

Jejunum: Länge der Schlinge 42 cm.

1. 9h 6′. Eingefüllt 50 ccm 5%iger Maltoselösung.
9h 36′. Ausgeflossen 26,5 ccm.

a) 9 h. 44′ die eine Hälfte aufgekocht u. s. w. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 17,5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,8 ccm, im Ausgeflossenen 1,112 g Maltose und 0,318 g Dextrose,
in ½ Stunde resorbirt 1,074 g = 42,8% Maltose,
„ ½ „ „ 23,5 g = 47% Wasser,
„ 1 „ „ 1 g Schleimhaut 0,068 g Maltose,
„ 1 „ „ 1 „ „ 1,49 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte bis 10h 44′ digerirt u. s. w. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 46′. Doppelt verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 12,7 ccm, 0,346 g Maltose und 0,324 g Dextrose, in Gesammtflüssigkeit in 1 Stunde gespalten 0,332 g Maltose.

2. Schleimhaut. Gewicht 31,5 g. 15,7 g von 11h 17′ bis 12h 17′ mit 50 ccm 5%iger Maltoselösung digerirt u. s. w. Vol. 160. α im 1 Dec.-Rohr 1° 5′. Doppelt verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 8,0 ccm, 0,740 g Maltose und 1,48 g Dextrose,
von Gesammtschleimhaut in 1 Stunde gespalten 2,96 g Maltose,
„ 1 g Schleimhaut „ 1 „ „ 0,094 g „

Ileum: 36 cm lange Schlinge.

1. 9h 22′. Eingefüllt 40 ccm 5%iger Maltoselösung.
   9h 52′. Ausgeflossen 26 ccm.
   a) 10h. Die eine Hälfte aufgekocht u. s. w. Vol. 70; α im 2 Dec.-Rohr 2° 42,5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,5 ccm, im Ausgeflossen 1,390 g Maltose und 0,184 g Dextrose,
      in 1/2 Stunde resorbirt 0.426 g = 21,3 % Maltose,
      „ 1/2 „ „ 14 ccm = 35 % Wasser,
      1 g Schleimhaut resorbirt in 1 Stunde 0,047 g Maltose,
      1 g „ „ „ 1 „ 1,55 ccm Wasser.
   b) Die andere Hälfte bis 11h digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 15′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,45 ccm, 0.523 g Maltose und 0,205 g Dextrose, in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,226 g Maltose.
2. Schleimhaut, Gewicht 18 g. 9 g Schleimhaut mit 40 ccm 5%iger Maltoselösung von 11h 33′—12h 33′ digerirt u. s. w. Vol. 170. α im 1 Dec.-Rohr 1° 1′. Doppelt verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 11,7 ccm 1,013 g Maltose und 0,787 g Dextrose,
   Gesammtschleimhaut spaltet in 1 Stunde 1,57 g Maltose,
   1 g Schleimhaut „ „ 1 „ 0,087 g Maltose.

Versuch vom 30. Juli 1902.

Körpergewicht 9,2 Kilo, Darmlänge 287 cm, Schleimhautgewicht 142,5 g.

Jejunum: 42 cm lange Schlinge.

1. 9h 14′. Eingefüllt 50 ccm 5%ige Maltoselösung.
   9h 44′. Ausgeflossen 26,5 ccm.
   a) 9h 51′. Die eine Hälfte aufgekocht u. s. w. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 27′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,95 ccm, im Ausgeflossenen 1,234 g Maltose und 0,210 g Dextrose,
      in 1/2 Stunde resorbirt 1,056 g = 42% Maltose,
      „ 1/2 „ „ 23,5 ccm = 47,0% Wasser,
      1 g Schleimhaut resorbirt in 1 Stunde 0,10 g Maltose,
      1 „ „ „ „ 1 „ 2,24 ccm Wasser.
   b) Die andere Hälfte von 9h 51′—10h 51′ digerirt u. s. w. Vol. 70. α 2 Dec.-Rohr 2° 3′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,5 ccm, 0,456 g Maltose und 0,244 g Dextrose, von der Gesammtmenge des Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,278 g Maltose.
2. Schleimhaut. Gewicht 21 g, 10,5 g mit 50 ccm 5%iger Maltoselösung von 11h 21′—12h 21′ digerirt u. s. w. Vol. 170. α im 1 Dec.-Rohr 1° 16,5′. Auf's Doppelte verdünnt: 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 10,15 ccm, 1,352 g Maltose und 0,793 g Dextrose,
   Gesammtschleimhaut spaltet in 1 Stunde 1,59 g Maltose,
   1 g Schleimhaut „ „ 1 „ 0,075 g „

Ileum: 35 cm lange Schlinge.

1. 9h 37′. Eingefüllt 40,3 ccm 5 %iger Maltoselösung.
   10h 7′. Ausgeflossen 25,0 cm.

a) Die eine Hälfte um 10h 15′ aufgekocht u. s. w. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr. 3° 9′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,25 ccm, im Ausgeflossenen 1,688 g Maltose und 0,032 g Dextrose,
   in ½ Stunden resorbirt 0,295 g = 14,6 % Maltose,
   „ ½ „ „ 15,3 ccm = 38,0 % Wasser,
   1 g Schleimhaut „ in 1 Stunde 0,047 g Maltose,
   1 g „ „ „ 1 „ 2,45 ccm Wasser.

b) Die andere Hälfte von 10h 15′—11h 15′ in der Wärme digerirt. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 53′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,0 ccm, in der Gesammtmenge des Ausgeflossenen 1,472 g Maltose und 0,214 g Dextrose, im Ausgeflossenen in 1 Stunde gespalten 0,182 g Maltose.

2. Schleimhaut, Gewicht 12,5 g, 6,25 g mit 40 ccm 5 %iger Maltoselösung von 11h 38′—12h 38′ digerirt. Vol. 160. α im 1 Dec.-Rohr 1° 16,5′. 10 ccm Fehling'sche Lösung reducirt von 6,15 ccm, 1,418 g Maltose und 0,384 g Dextrose,
   Gesammtschleimhaut spaltet in 1 Stunde 0,768 g Maltose,
   1 g Schleimhaut „ „ 1 „ 0,061 „ „

IV. Milchzuckerversuche.

Versuch vom 22. Mai 1902.

Gewicht des Hundes 9,4 kg, Länge des Körpers 70 cm, des Darmes 236 cm, Gewicht der Schleimhaut 101 g.

Jejunum: Länge 32 cm.

Gewicht der Schleimhaut 19,5 g.

9h 16′. Eingefüllt 40 ccm 5 %iger Milchzuckerlösung (α im 1 Dec.-Rohr 2° 40′).
9h 46′. Ausgeflossen 28 ccm. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 2° 27′. Im Ausgeflossenen 1,63 g Milchzucker,
   resorbirt 0,37 g = 18,5 % Milchzucker,
   „ 12 ccm = 30 % Wasser.

Ileum: Länge 37 cm.

Gewicht der Schleimhaut 10,5 g.

9h 30′. Eingefüllt 30 ccm 5 %iger Milchzuckerlösung.
10h. Ausgeflossen 20,2 ccm. Vol. 71. α im 2 Dec.-Rohr 2° 2′. Im Ausgeflossenen 1,37 g Milchzucker,
   resorbirt 0,13 g = 8,6 % Milchzucker,
   „ 9,8 ccm = 32,7 % Wasser.

Versuch vom 27. Mai 1902.

Gewicht des Hundes 18,05 kg, Länge des Körpers 88 cm, des Darmes 328 cm, Gewicht der Dünndarmschleimhaut 227 g.

Jejunum:

1 a. 9h 28′. Eingefüllt 40 ccm 5 %iger Milchzuckerlösung (Darm contrahirt sich stark).

9h 58′. Ausgeflossen 32 ccm. Vol. 140. α im 2 Dec.-Rohr 1° 21′,
im Ausgeflossenen 1,712 g Milchzucker,
resorbirt 0,288 g Milchzucker.

Wegen dieser geringen Resorption wird in einer benachbarten Schlinge der folgende Versuch angestellt.

1 b. Schlinge nach Abkratzen der Schleimhaut 37 ccm lang, Gewicht der Schleimhaut 28,5 g. 10h 10′. Eingefüllt 50 ccm 5 %iger Milchzuckerlösung. 10h 40′. Ausgeflossen 35 ccm. Die Hälfte mit essigsaurem Eisen aufgekocht. Vol. 70. α im 2 Dec.-Rohr 1° 35,5′. 10 ccm reduciren 0,2036 g Cu (Bestimmung nach Allihn). Die Flüssigkeit enthält nach der Polarisation 1,52 % Milchzucker, nach der Reduction 1,49 %, im Ausgeflossenen 2,13 g Milchzucker,
resorbirt 0,37 g = 14,8 % Milchzucker,
„ 15 ccm = 30 % Wasser.

2. 8 g Schleimhaut mit 50 ccm 5 %iger Milchzuckerlösung und Thymol 1 Stunde in der Wärme digerirt. Mit essigsaurem Eisen aufgekocht. α im 2 Dec.-Rohr 1° 37′, d. h. 3,08 % Milchzucker. 5 ccm reduciren 0,2089 g Cu, bez. 0,212 g Cu, d. h. 3,1 % Milchzucker. Beim Erhitzen mit essigsaurem Phenylhydrazin kein Glykosazon; das Osazon ist in heissem Wasser völlig löslich und verhält sich mikroskopisch genau wie Lactosazon.

Ileum: Länge 33 cm, Gewicht der Schleimhaut 8 g.

1. 9h 6′. Eingefüllt 40 ccm 5 %iger Milchzuckerlösung.
9h 36′. Ausgeflossen 27 ccm. Mit essigsaurem Eisen aufgekocht. Vol. 140. α im 2 Dec.-Rohr 1° 21′. 10 ccm reduciren 0,1753 g Cu
nach Polarisation 1,22 % Milchzucker,
„ Reduction 1,28 % Milchzucker,
im Ausgeflossenen 1,712 g Milchzucker,
resorbirt 0,288 g = 14,4 % Milchzucker,
„ 13 ccm = 32,5 % Wasser.

2. 8,0 g Schleimhaut mit 50 ccm 5 %iger Milchzuckerlösung und Thymol 1 Stunde in der Wärme digerirt. α im 1 Dec.-Rohr 1° 35,5′ entsprechend 3,02 % Milchzucker, 5 ccm reduciren 0,1996 g Cu entsprechend 2,92 % Milchzucker. Verhalten des Osazons wie beim Jejunum.

Versuch vom 4. Juni 1902.

Gewicht des Hundes 9,7 kg, Länge des Körpers 77 cm, des Darmes 341 cm, Gewicht der Darmschleimhaut 160,5 g.

Jejunum: Länge 36 cm, Gewicht der Schleimhaut 17,5 g.

10h 24′. Eingefüllt 30 ccm 5 %ige Milchzuckerlösung,

10h 54′. Ausgeflossen 38,5 ccm, mit essigsaurem Eisen aufgekocht. Vol. 100. α im 2 Dec.-Rohr 2° 14′, entsprechend 2,12 % Milchzucker. 10 ccm reduciren 0,2733 mg Cu entsprechend 2,02 % Milchzucker, resorbirt 0,37 g = 15 % Milchzucker und 11,5 ccm = 23 % Wasser.

Ileum: Länge 35 cm. Gewicht der Schleimhaut 9 g.

10 h 45′. Eingefüllt 36 ccm 5 % iger Milchzuckerlösung.

11 h 15′. Ausgeflossen 25 ccm, mit essigsaurem Eisen aufgekocht. Vol. 100. α im 2 Dec.-Rohr 1° 46,5 entsprechend 1,68 % Milchzucker. 10 ccm reduciren 0,2281 g Cu entsprechend 1,68 % Milchzucker, im Ausgeflossenen 1,68 g Milchzucker,

resorbirt 0,12 g = 6,7 % Milchzucker,

„ 11 ccm = 23,2 % Wasser.

Wachsthumsgeschwindigkeit und Lebensdauer der Säugethiere.

Von

G. v. Bunge,
Professor in Basel.

Buffon und Flourens[1]) haben bekanntlich darauf hingewiesen, dass die auffallend verschiedene Lebensdauer der verschiedenen Säugethiere sich richtet nach der Wachsthumsgeschwindigkeit. Sie wollen sogar gefunden haben, dass einfache Proportionalität zwischen der Wachsthumsdauer und der Lebensdauer bestehe. Buffon nahm den Factor 6 bis 7 an, welcher, mit der Wachsthumsdauer multiplicirt, die Lebensdauer geben sollte. Flourens corrigirte diesen Factor auf Grund genauerer Bestimmungen und glaubte die Zahl 5 gefunden zu haben. Die genannten Forscher bestimmten die Zeiten, in denen das Wachsthum der verschiedenen Säugethiere vollendet ist, indem sie das Alter feststellten, in welchem die Verknöcherungen der Diaphyse und der Epiphysen der langen Röhrenknochen zusammentreffen.

Bei Gelegenheit einer Untersuchung über die Beziehung der Wachsthumsgeschwindigkeit zur Zusammensetzung der Milch bei den verschiedenen Säugethieren habe ich im Verein mit meinen Schülern Pröscher und Abderhalden die Zeiten bestimmt, welche die verschiedenen Säugethiere brauchen, um das Körpergewicht, welches sie bei der Geburt haben, zu verdoppeln[2]). Ordnet man diese Zeiten nach ihrer Länge, so findet man nahezu dieselbe Reihenfolge der Thiere, welche Flourens fand, wenn er die Thiere nach der Zeit ihres vollendeten Wachsthums und nach ihrer Lebensdauer ordnete. Auf der folgenden Tabelle stelle ich alle mir bekannten Zahlen zusammen:

---

1) P. Flourens, De la longévité humaine p. 86. Paris 1856.

2) Bunge, Die zunehmende Unfähigkeit der Frauen, ihre Kinder zu stillen, die Ursachen dieser Unfähigkeit, die Mittel zur Verhütung. 2. Aufl. München, E. Reinhardt. 1902.

	Zeit von der Geburt bis zur Verdoppelung des Körpergewichtes der neugeborenen Thiere in Tagen	Zeit bis zur Verwachsung der Diaphyse mit den Epiphysen in Jahren nach Flourens	Durchschnittliche Lebensdauer nach Flourens in Jahren	Maximum der Lebensdauer nach Flourens in Jahren	Durchschnittliche Lebensdauer nach Weismann[1]) in Jahren	Durchschnittliche Lebensdauer nach Brehm[2]) in Jahren	Maximum der Lebensdauer nach Brehm in Jahren
Mensch	180	20	90—100	152—169	—	—	—
Kameel	—	8	40	100	—	—	—
Pferd	60	5	25	50	40—50	—	40—46
Rind	47	4	15—20	—	—	—	—
Schaf	15	—	—	—	15	—	—
Schwein	14	—	—	—	25 (Wildschwein)	20—30 (Wildschwein)	—
Löwe	—	4	20	60	35	70 (in der Gefangenschaft)	—
Katze	9½	1½	9—10	20	—	—	—
Hund	9	2	10—12	24	—	—	26—30
Hase	—	1	8	—	10	7—8	—
Meerschweinchen . .	—	7 Monate	6—7	—	—	6—8	—

1) A. Weismann, Ueber die Dauer des Lebens. Jena. Fischer. 1882.
2) Brehm, Thierleben. Leipzig u. Wien. 1890.

Die gesetzmässigen Beziehungen würden wahrscheinlich noch viel deutlicher zu Tage treten, wenn uns mehr und zuverlässigere Bestimmungen vorlägen. Bei der Berechnung der durchschnittlichen Lebensdauer sollten nicht bloss alle diejenigen Fälle ausgeschlossen werden, in denen der Mensch oder das Thier eines gewaltsamen Todes oder an einer Krankheit gestorben ist, sondern auch diejenigen Fälle, in denen das Leben durch überstandene Krankheiten oder durch abnorme Lebensweise verkürzt wurde. Die bisherigen Bestimmungen an Thieren beziehen sich fast alle auf Hausthiere, die unter abnormen Bedingungen leben. Vielleicht würde man am ersten vergleichbare Werthe erhalten, wenn man nur die maximale Lebensdauer der verschiedenen Säugethiere vergleichen wollte.

Flourens' Factor 5 stimmt für den Menschen, falls wir wirklich unsere normale Lebensdauer auf 100 Jahre ansetzen dürfen; er stimmt aber nicht für alle Thiere, z. B. nicht für das Pferd, welches mit 4 Jahren ausgewachsen ist und jedenfalls häufiger das 40. Lebensjahr erreicht als der Mensch das 100. — Die Richtigkeit des Factors 5 müssen wir also bezweifeln. Es könnte ja auch eine andere functionelle Beziehung zwischen den beiden Variablen, Lebensdauer und Wachsthumsdauer, bestehen als die Proportionalität. Auch könnte diese gesetzmässige Zahlenbeziehung durch eine andere Gesetzmässigkeit verdeckt sein. Jedenfalls aber scheint es mir, dass irgend eine gesetzmässige Beziehung zwischen Wachsthumsdauer und Lebensdauer besteht, und dass eine genaue Erforschung und Feststellung dieses Gesetzes von hohem Interesse wäre. Ich mache hier darauf aufmerksam, weil ich an meinem Theile dazu beitragen möchte, dass Forscher, welche Gelegenheit finden, die Wachsthumsgeschwindigkeit oder die Lebensdauer bei irgend einem Säugethiere zu bestimmen, dieses nicht unterlassen.

Beitrag zur Frage der Bedeutung des Centralganglions bei Ciona intestinalis.

Von

Dr. **Alfred Fröhlich.**

Nach Ueberzeugung einiger neuerer Autoren (in erster Linie von J. Loeb) fällt dem Nervensysteme zunächst nur die Aufgabe leichterer und rascherer Reizleitung zu, während die Existenz von Regulationsmechanismen oder von „Centren" im Nervensysteme nicht genügend bewiesen sei. Angesichts derartiger Bestrebungen, dem Nervensystem eine sehr untergeordnete Bedeutung beizumessen, erscheint es rathsam, die Vorgänge an Thieren mit experimentell verletztem oder entferntem Centralnervensysteme mit erhöhter Aufmerksamkeit zu prüfen. In dieser Hinsicht bieten die Ascidien sehr günstige Verhältnisse, da bei ihnen das gesammte makroskopisch sichtbare Nervensystem auf ein Centralganglion reducirt erscheint.

Es lässt sich kaum etwas Einfacheres denken als die Entfernung dieses Centralganglions bei der Ascidie Ciona intestinalis, das im Winkel zwischen Mund- und Aftersipho gelegen ist. Loeb gibt an, dass „unmittelbar nach der Operation, gewöhnlich etwa 24 Stunden lang, die Thiere maximal contrahirt bleiben". Ich kann diese Beobachtung nicht in dieser decidirten Form bestätigen. Wohl contrahirt sich eine operirte Ciona in der Regel in unmittelbarem Anschluss an den Eingriff, doch zeigt sich oft schon in diesem Stadium ein Unterschied gegenüber normalen contrahirten Thieren. Während letztere sich so stark zusammenziehen, dass sich das Thier der Kugelgestalt nähert, bemerkt man an operirten Thieren bei näherem Zusehen, dass der Mantel gewissermaassen schlotterig das Thier umgibt. Hat man rasch und schonend, ohne das Thier zu quetschen, operirt, so findet man, dass es sich schon nach verhältnissmässig kurzer Zeit (1/2—1 Stunde) wieder ausstreckt. Nach 2—3 Stunden ist dies beinahe die Regel. Unter günstigen Umständen kann es

sogar glücken, dass jede Contraction ausbleibt und das operirte Thier sofort ausgestreckt liegen bleibt[1]).

Nach ca. 24 Stunden (wohl auch schon früher) ist die Wirkung des „Shock“ stets vorüber, und die operirten Thiere sind zu Versuchen geeignet. Gelegentlich sah ich schon 1/2 Stunde nach der Operation die ersten Spuren wiederkehrender Erregbarkeit.

Bringt man operirte Cionen in ein flaches Gefäss, so liegen sie lang ausgestreckt ruhig da; die Siphonen klaffen weit. Berührt man vorsichtig einen Sipho, so schliesst er sich, wobei jedoch Retraction des Sipho ausbleibt, wofern man eine Erschütterung des ganzen Thieres vermeidet[2]). Aber alsbald öffnet sich der Sipho wieder und steht in der Regel nach wenigen Secunden wieder weit offen. Selbst wenn man den Rand eines Sipho zwischen den Branchen einer Pinzette andauernd tüchtig klemmt, erfolgt die Oeffnung des Sipho wieder, wenngleich der Druck der Pinzette ungeschwächt fortdauert, wofern nur eine Erschütterung des Thieres vermieden wird. In ähnlicher Weise kann man sogar Einschnitte in einen Sipho machen.

Ein normales Thier würde selbstverständlich auf derartige Reize mit heftigster Retraction der Siphonen und maximaler andauernder Contraction des ganzen Thieres antworten. Das Verhalten der operirten Ciona kann wohl nur dahin gedeutet werden, dass (abgesehen von der von Loeb constatirten Erhöhung der Reizschwelle) nach Entfernung des Ganglions eine sehr beträchtliche Herabsetzung des Tonus eingetreten ist. Es gelingt selbstredend, den geöffneten Sipho resp. dessen Sphincter durch entsprechend intensive Reize

---

1) So kinderleicht die Entfernung des Ganglions bei Ciona ist, muss sie dennoch mit möglichster Vorsicht vorgenommen werden. Damit die im Nachstehenden geschilderten Phänomene in voller Deutlichkeit hervortreten, muss nämlich unter allen Umständen vermieden werden, dass durch zu grobes Manipuliren sich das Thier am Eingeweidetheile vom Mantel loslöse. Wenn dies eintritt, dann zieht sich das ganze Thier gegen die Siphonen hin zurück. Bei einiger Uebung gelingt es unschwer, dies unerwünschte Ereigniss zu vermeiden. Des Weiteren empfiehlt es sich, jüngere Thiere, deren Mantel dünn und transparent ist, zu wählen.

2) Es kann nicht genügend betont werden (wie dies auch schon Magnus hervorhebt), wie wichtig es ist, jedwede Erschütterung des Gefässes, in dem sich die Thiere befinden, strenge zu vermeiden. Nur bei vorsichtiger, jede brüske Bewegung ausschliessender Untersuchung treten die Verhältnisse klar zu Tage.

zum Verschluss zu bringen; dies ist jedoch lediglich eine locale Contraction der Muskelfasern, die alsbald wieder nachlässt[1]).

Einige Beispiele mögen das Verhältniss des Siphonenschlusses bei normalen und operirten Thieren darthun. Die Thiere wurden zu völligem Verschlusse der Siphonen gereizt. Die Zahlen bedeuten die Zeiten, die bis zur vollen Wiederöffnung des gereizten Sipho verstreichen. Jede Zahl bezieht sich auf ein anderes Individuum; die Thiere wurden wahllos einer grossen Zahl normaler und operirter Cionen entnommen.

Normal	Operirt
2 Minuten (starker Reiz)	12 Secunden (starker Reiz)
32 Secunden	10 „
70 „ (leise Berührung)	6 „
34 „	8 „
mehr als 2 Minuten	8 „
40 Secunden	9 „
38 „	10 „
mehr als 3 Minuten	22 „ (sehr starker Reiz)
42 Secunden	8 Secunden
ca. 2 Minuten	7 „ (starker Reiz)
45 Secunden	8 „
u. s. f.	

An dem oben geschilderten Verhalten eines normalen Thieres (Verschluss und Retraction der Siphonen und Contraction des ganzen Thieres mit hochgradiger Verkürzung im Längsdurchmesser, wobei es sich der Kugelgestalt nähert) ist offenbar in erster Linie die Längsmuskulatur betheiligt[2]). In dieser Stellung mit fest verschlossenen, mitunter ganz unsichtbaren Siphonen verharrt das Thier längere Zeit, auf einen stärkeren Reiz oft 1/2 Stunde und mehr. War der Reiz schwächer, so dauert dementsprechend die Contraction kürzere Zeit, ist aber stets sehr ausgeprägt. Auch eine operirte

1) An dieser Stelle sei erwähnt, dass ich die Versuchsergebnisse von Magnus (Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel, Bd. 15. 1902), wonach nach Exstirpation des Ganglion der Schliessungsreflex (die Uebertragung des Siphonenschlusses von einem auf den anderen) vernichtet ist, vollinhaltlich bestätigen konnte.

2) Ciona intestinalis besitzt nach Roule (cit. bei Vogt und Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie Bd. II S. 300. 1888/1894) in der Lederhaut zahlreiche glatte Muskelbündel, die sich in allen Richtungen kreuzen und mit einander anastomosiren. Die äusseren Bündel verlaufen mehr parallel der Längsachse, die innersten haben quere Richtung.

Ciona contrahirt sich auf sehr brüske Reize schliesslich in ähnlicher Weise, aber stets wird man nach sehr viel kürzerer Zeit das Thier wieder lang ausgestreckt mit weitgeöffneten Siphonen antreffen.

Der Verlust an Tonus ist ein sehr augenfälliger; er kann unter besonders günstigen Umständen (s. o.) schon kurze Zeit nach der Operation hervortreten, indem die Siphonen lang und schlaff erscheinen und passiv in jede Lage gebracht werden können, ohne dass das Thier darauf reagirt.

Noch auffallender ist eine Eigenschaft der enthirnten Ciona, die ich fast ausnahmslos angetroffen habe. Berührt man vorsichtig den Rumpf eines operirten Thieres (ich verwendete hierzu, um jedwede Erschütterung zu vermeiden, Haare und Borsten verschiedener Länge, die an Glassstäben befestigt waren), so contrahirt sich in höchst energischer Weise die gesammte Ringmuskulatur des Thieres. Das vorher deutlich sichtbare Lumen der Kiemenhöhle verschwindet völlig. Damit geht eine Verlängerung des ganzen Thieres in Folge Dickerwerdens der contrahirten Ringmuskelfasern einher, die bis zu 1/2 cm betragen kann. Das Thier wird gleichzeitig schmäler, — ein Beweis, dass die Längsmuskeln nicht in Action treten. Diese Contraction der Ringmuskulatur auf einen Reiz von geringer Intensität fand ich bei sorgfältig operirten Thieren stets vor. Ich konnte sie durch mehrere Tage hindurch in gleicher Weise an Thieren beobachten, denen das Vorderende (Siphonen + Ganglion) durch einen queren Schnitt abgetrennt war. Sie ist so ausgiebig, dass ein Thier, das sich in gekrümmter Stellung befindet, hierdurch gerade gestreckt wird. In diesem Falle ist die Verlängerung des Thieres natürlich noch bedeutender. Eine normale Ciona, die sich in gekrümmter Stellung befindet, antwortet auf einen gleichen Reiz durch weitere Krümmung und Verkürzung. Die Ringfasercontraction der operirten Thiere beginnt an der berührten Stelle und pflanzt sich bei hinreichender Reizstärke auf das ganze Thier fort.

Es sei nochmals betont, dass bei diesen schwachen Reizen (mit Haaren oder Borsten) die Längsmuskeln zunächst nicht in Action treten. Nur bei brüsken, heftigen Reizen, womit eine Erschütterung des ganzen Thieres oder des Gefässes verbunden ist, tritt, wie dies auch Magnus hervorhebt, Retraction der Siphonen und Contraction im Längsdurchmesser ein, wie sie normale Thiere so typisch zeigen.

Das beschriebene Phänomen ist um so merkwürdiger, als, wie

bereits erwähnt, bei Ciona intestinalis die Ringmuskelschicht innen, die Längsmuskelschicht aussen liegt. Demnach werden schwache Reize zunächst die Längsschicht und dann erst die Ringfasern treffen. Die nachfolgende Ueberlegung vermag vielleicht das scheinbar paradoxe Verhalten der Muskulatur zu erklären.

Die Contraction der Ringfasern und die damit verbundene Streckung ist selbstredend kein dem normalen Individuum fremder Vorgang, wird vielmehr häufig spontan vorgenommen. Auf Berührung erfolgt die typische Retraction und Verkürzung des Thieres. Wenn man jedoch mit dünnen Haaren sehr zart über den Rumpf einer Anzahl von normalen Thieren streicht, so kann man gelegentlich an Stelle der Verkürzung der Längsmuskeln eine isolirte Ringmuskelcontraction eintreten sehen. Bei auch nur geringer Verstärkung des Reizes erfolgt sofort die Verkürzung des Thieres. Dieses nur ausnahmsweise, durchaus nicht regelmässig zu beobachtende Verhalten lässt sich wohl nur dahin deuten, dass die Ringmuskeln leichter auf Reize reagiren als die Längsmuskeln, dass aber die letzteren überwiegen. Bei minimaler Reizung contrahirt sich zunächst nur die Ringmuskulatur, bei zunehmender Reizstärke aber die überwiegende Längsschicht. Beim operirten Thiere ist aber, wie Loeb feststellte, die Reizschwelle erhöht; daher wird innerhalb gewisser Grenzen jeder Reiz die Ringmuskeln zur Contraction bringen, während die schwerer erregbaren Längsmuskelfasern noch nicht ansprechen. Erst wenn eine ansehnliche Reizgrösse erreicht wird (z. B. durch Erschütterung des ganzen Thieres, stärkere faradische Ströme), erfolgt beim ganglionlosen Thiere die Retraction und Contraction im Längsdurchmesser.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass sich bei der ihres Centralganglions beraubten Ciona die durch minimale Reize (oft genügte schon das vorsichtige Auflegen eines 20 mg schweren Platinblättchens) erzeugte Contraction der Ringmuskeln nicht auf den Ort der Reizung beschränkt, sondern langsam fortschreitend in der Regel die gesammte Ringmuskulatur ergreift, während auf leichte Berührung einer normalen Ciona sich die Contraction meist nur auf die nächste Umgebung der so gereizten Stelle beschränkt. Es ist höchst auffällig, wie ausgiebig beim enthirnten Thiere die Reaction auf so geringfügige Reize ist. Aehnliche Verhältnisse werden nach v. Uexküll auch am Seeigelstachel angetroffen. Mit Tonusherabsetzung (durch innere CO_2-Durchspülung oder Durchschneidung der Seitennerven) sieht

man bei diesen Thieren starke Steigerung der Reflexerregbarkeit und sehr ausgesprochene Reflexverkettung einhergehen [1]).

Die Annahme einer Hyperästhesie bei der operirten Ciona muss von der Hand gewiesen werden; schon Loeb wies auf die Erhöhung der Reizschwelle bei der enthirnten Ciona hin. Man wird zur Annahme hingeführt, es seien im Ganglion regulatorische Apparate enthalten, welche beim normalen Thiere die Contraction auf die gereizte Partie beschränken. Nach Wegfall dieser Regulation breitet sich die Contraction auf die gesammte Ringmuskulatur aus. Man ist nicht genöthigt, hierbei an eine Fortpflanzung der Erregung von Muskelzelle auf Muskelzelle zu denken. Es könnten ja hierbei die von Hunter (citirt nach Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie S. 26. Leipzig 1899) unter der Epidermis der Ascidien gefundenen nervösen Elemente betheiligt sein. In der Thatsache, dass die zu innerst liegende Ringmuskulatur bei der enthirnten Ciona leichter als die oberflächlichere Längsmuskulatur anspricht, könnte ein Beweisfactor erblickt werden, dass es sich um reflectorische Vorgänge handelt, deren morphologische Basis bisher noch nicht mit Sicherheit bekannt ist.

Recapituliren wir das Verhalten der Ciona intestinalis nach Entfernung des Centralganglions, so zeigt sich 1. Herabminderung des Tonus, 2. Erlöschen des echten Reflexes, 3. Herabsetzung der Sensibilität, 4. Hervortreten der Ringmuskelcontraction, 5. stärkere Fortpflanzung der Muskelcontraction nach Application eines localen Reizes.

Die Aehnlichkeit des Gesammtbildes mit dem nach Ausschaltung des Centralnervensystems (z. B. Rückenmarksdurchschneidung) bei höheren Thieren drängt sich ohne Weiteres auf. Für alle oben aufgezählten Phänomene, Sphincterenlähmung, Erlöschen der Reflexe, Ueberwiegen der Contraction bestimmter Muskelgruppen, Wegfall von Hemmungsfasern, lassen sich unschwer zahlreiche Beispiele aus der menschlichen Pathologie und aus der Experimentalforschung am Wirbelthiere erbringen.

Es kann demnach absolut nicht zugegeben werden, dass, wie Loeb meint, „die Ascidien uns helfen können, falsche Anschauungen über die Bedeutung der Ganglien des Centralnervensystems höherer Thiere loszuwerden".

---

1) I. von Uexküll, Die Physiologie des Seeigelstachels, Zeitschrift für Biologie 1900.

Es spiegelt wohl im Gegentheile gerade die enthirnte Ciona intestinalis in vielen wesentlichen Zügen das Verhalten sehr viel höher stehender Thierclassen wieder.

Die Versuche wurden in der zoologischen Station zu Neapel in den Monaten November und December 1902 angestellt. Herrn Cav. Dr. Lo-Bianco sei an dieser Stelle für die grosse Liebenswürdigkeit, mit der er mich stets mit reichlichem Material versorgte, mein herzlichster Dank ausgesprochen.

(Aus dem I. anatomischen Institute [Hofrath Prof. E. Zuckerkandl] in Wien.)

Die Function der Muskulatur in der Amphibienlunge.

I.

Anatomischer Theil.

Von

Hans Königstein, cand. med. (Wien).

(Hierzu Tafel III.)

Ein histologischer Schnitt durch die Lunge der Amphibien überzeugt davon, dass der grösste Theil der compacten Lungensubstanz von glatter Muskulatur gebildet wird. Obwohl diese Thatsache schon lange bekannt ist, so findet sie doch in der Lehre vom Athemmechanismus, welche auf eingehende Untersuchungen der verschiedensten Autoren, die seit Swamerdam diese Frage studirten, aufgebaut wurde, keine Würdigung.

Ich möchte, um die Beziehung klarzustellen, in welcher die Function der glatten Muskulatur zu den einzelnen Phasen der Athmung steht, den Mechanismus der letzteren kurz besprechen und werde dabei jene Anschauung wiedergeben, die ich in den Arbeiten von Heineman, H. Newell, Martin, N. Wedelski, I. H. Fischer und Gaupp niedergelegt finde.

Charakteristisch für die Bauart der Amphibien ist der Mangel an Rippen, sowie das Fehlen irgend eines anderen Apparates, der die inspiratorische Erweiterung des Brustbauchraumes bewirken könnte. Charakteristisch für den Mechanismus der Athmung ist das Druckpumpensystem, welches im Gegensatz zu den Amnioten bei allen Amphibien vorherrscht und welches Schulze auch schon bei Larvenzuständen nachgewiesen hat. Zur Durchführung dieses Principes ist ein Motor nothwendig, welcher zwischen Luft und Lunge eingeschaltet, bald als Saug-, bald als Druckpumpe arbeitet. Die Stelle desselben vertritt hier die Mundhöhle, deren beweglicher Boden einem auf- und absteigendem Pumpenkolben vergleichbar ist. Senkt sich derselbe, so strömt durch die geöffneten Nasenlöcher Luft in das trichterförmig erweiterte Cavum oropharyngeale ein. Die Mundhöhle hat jetzt als Saugpumpe gewirkt. Hingegen wird durch Heben des Mundhöhlenbodens der Raum des Cavum oropharyngeale verengert und die in demselben befindliche Luft bei geschlossenen Nasenlöchern in die Lungen getrieben. In diesem Augenblick hat die Mundhöhle als Druckpumpe functionirt.

Die Athmung zerfällt in drei Phasen: 1. Aspiration, 2. Exspiration, 3. Inspiration. Bei der Aspiration wird bei geöffneten Nasenlöchern die Luft in das erweiterte Cavum oropharyngeale gesaugt. Darauf öffnet sich der bis jetzt geschlossen gebliebene Aditus laryngis, damit in der Phase der Exspiration die Luft durch Contraction der Bauchmuskeln aus den Lungen gepresst werden kann. Rasch wird nun der Oesophaguseingang und die Nasenlöcher geschlossen, und es erfolgt die Inspiration, bei welcher die im Cavum oropharyngeale angesammelte Luft in die Lungen gepumpt wird. Während der nun folgenden Ruhepause bleibt der Aditus laryngis und Oesophaguseingang geschlossen, die Nasenlöcher jedoch sind geöffnet, so dass die Luft im Cavum oropharyngeale circuliren kann, um bei der dort stattfindenden Schleimhautathmung verwerthet zu werden.

Es bleibt nun zu ergründen, ob die Lungenmuskulatur bei einer der drei eben besprochenen Phasen betheiligt ist oder unabhängig von ihnen functionirt. Da im Vorhinein anzunehmen ist, dass eine Contraction der Muskulatur eine Verengerung des Binnenraumes nach sich ziehen wird und der Beweis dafür durch die nachfolgende Untersuchung auch erbracht ist, könnte die Muskulatur nur bei der Exspiration mitwirken. Gegen diese Erwägung spricht jedoch der Charakter der Muskulatur, dem zu Folge sie sich nur langsam, aber dauernd contrahirt, während die Exspiration rasch unter dem Drucke der Bauchmuskulatur erfolgt.

Aus diesem Grunde erblicke ich in der glatten Muskulatur keine Hülfskraft, die bei der Ausführung einer der drei Phasen in Anspruch genommen wird, sondern glaube, dass ihr eine gesonderte Aufgabe zufällt, die sie in der Ruhepause, während die Lunge mit Luft gefüllt ist, ausführt.

Eine Arbeit, welche die Function der glatten Muskulatur in der Amphibienlunge klarzulegen versucht, zerfällt naturgemäss in zwei Theile, in einen anatomischen und in einen physiologischen. Bei der anatomischen Untersuchung, die bis jetzt vorliegt, ging ich von dem Gedanken aus, dass es möglich sein muss, durch Feststellungen über die Menge, Verlaufsrichtung und Anordnung der glatten Muskulatur die Wirkung zu construiren, welche dieselbe im Falle der Contraction auf Form und Inhalt der Lunge ausübt.

Histologische Untersuchungen über den feineren Bau der Lunge haben noch weitere Thatsachen zu Tage gefördert, die alle in demselben Sinne für die Annahme sprechen, dass die glatte Muskulatur zur Vertheilung der Luft in der Lunge dient.

Makroskopische Untersuchungen.

Bei der Anordnung der Septen (Fig. 1), die sich auf der Lungenwand der Amphibien erheben, scheint kein bestimmtes Princip vorzuwalten, wenigstens lässt sich eine Richtung, in der sie vorzugsweise verlaufen, nicht erkennen.

Wie verschieden hoch die Septen auch immer sein mögen, sie bleiben stets primäre Septen und begrenzen primäre Alveolen, die dadurch charakterisirt sind, dass ihr Boden von der Lungenwand gebildet wird und ihre Oeffnung in den centralen Hohlraum blickt.

In der Lungenwand des Kryptobranchus, die sich durch die Grösse ihrer Elementartheile sowohl für eine makroskopische wie mikroskopische Untersuchung besonders eignet, unterscheiden wir ein zweifaches System von Balken, das eine besteht aus groben, das andere aus zarten Balken, die beide sowohl mit der Lungenwand wie unter einander in Zusammenhang stehen. Das Flechtwerk der groben Balken *(gr. B.)* bildet mit der Lungenwand, der es aufsitzt, grosse, gegen das centrale Lumen blickende Hohlräume, deren Eingang dadurch, dass der Kamm der Balken stark verdickt ist und etwas überhängt, verengt wird. An diese setzen sich nun unterhalb des verdickten Randes feinere Septen *(z. B.)* an, die jetzt ihrerseits im Zusammenhang mit der Lungenwand kleinere, peripherwärts gelegene Alveolen *(Al.)* umschliessen. Die gegen das centrale Lumen gekehrten Ränder dieser schwächeren Balken liegen nicht in einer Ebene, sondern bilden ein nach aussen convexes Netzwerk. Wenn man die beiden Kammersysteme von der inneren Lungenfläche aus betrachtet, sieht man zuerst einen von groben Balken begrenzten Ring. An diesen schliesst sich ein kuppelförmig gestalteter Hohlraum an, in dessen Wandung die kleinen Alveolen münden. Daher muss die Luft, um aus dem Centralraum in die kleinen Alveolen zu gelangen, die allein, wie ich noch zeigen werde, in ausreichendem Maass für die Respiration eingerichtet sind, zuerst den vom dicken Balkenring beherrschten Vorraum *(Vr.)* passiren.

Der Lungenbau von Salamandra maculata zeigt so viel Aehnlichkeit mit dem von Kryptobranchus japonicus, dass eine gesonderte Besprechung unnöthig ist.

Die Tritonenlunge, welche ebenfalls untersucht wurde, kann über die Bedeutung der glatten Muskulatur keinen Aufschluss geben, da sie fast vollständig glattwandig ist und nur spärliche Muskelfasern aufweist. Diese Lunge steht auf einer sehr niedrigen Entwicklungsstufe und nur ein Epithelstreif, welcher aus hohen, flimmernden Cylinderzellen besteht und an der Innenwand der Lunge vom Hals gegen die Spitze herabzieht, scheint mir den Beginn einer Differenzirung anzudeuten.

In der Wand der Froschlunge lässt sich, wie schon Küttner und Gaupp fanden, ein dreifaches System in einander geschachtelter

Alveolen beobachten. Die von den höchsten und dicksten Leisten begrenzten Räume tragen auf ihrem Boden kleinere und niedrigere Septen, die von den Hauptkämmen abzweigen und sich zur Bildung engerer Alveolen an einander fügen. Da sich nun dieser Vorgang auf dem Grunde der zweiten Alveolen nochmals abspielt, gelangen wir zu dreierlei Ordnungen von Kammern. Auch hier ist, wie bei Kryptobronchus, die Verdickung der centralwärts blickenden Kämme, wodurch die Hauptmasse der Lungensubstanz gegen das Lumen gerückt wird, das hervorstechendste Merkmal am Lungenbau.

An allen untersuchten Lungen bemerkt man auch eine Abnahme in der Höhe der Septen gegen die Spitze und den Hals der Lunge.

Mikroskopische Untersuchungen.

Bei derselben (Fig. 2) kommen hauptsächlich vier Elemente in Betracht, glatte Muskulatur, elastische Fasern, Epithelzellen, Capillaren und die Beziehung der beiden letzten Gebilde zu einander.

Die glatte Muskulatur, welche die Hauptmasse des Lungengewebes ausmacht, ist zu starken Balken so in den Septen angeordnet, dass sie rings von einer dünnen Lage Bindegewebe eingehüllt, den centralen Theil der Leisten bildet. Am mächtigsten ist die Masse der Muskulatur in den verdickten Kämmen, gegen die Lungenwand nimmt sie an Menge ab und ist in dieser nur mehr in Form vereinzelter Faserzüge aufzufinden. Die Menge der Muskulatur ist auch zugleich der Stärke der Septen proportional und nimmt nicht nur in den Wandungen der kleinen Alveolen, sondern auch am Hals und an der Spitze der Lunge, entsprechend der schwächeren Entwicklung der Septen, ab. Der Verlauf der Muskelbündel ist fast durchwegs parallel zur Richtung der Septen, in welche sie eingelagert sind.

Dadurch, dass die Muskulatur die Grundlage der centralwärts blickenden Kämme bildet, gewinnt es den Anschein, als ob der Binnenraum der Lunge von einem dichten, muskulösen Netzwerk ausgekleidet ist, durch dessen Maschen man in die Vorräume und die peripher gelegenen Alveolen gelangt. Durch die Verlaufsrichtung der Muskelbündel ist dieses Balkenwerk befähigt, den Binnenraum sowie den Eingang zu den Vorräumen der Alveolen zu verengern.

Ueber die elastischen Fasern ist nur zu bemerken, dass sie zwischen die Muskelbündel eingestreut sind, und zwar in viel grösserer

Zahl, als allgemein angenommen wird, so dass sie beim Nachlassen der Muskelcontraction nicht unwesentlich zur Erweiterung der verengten Räume beitragen können.

In dem Bindegewebslager, welches die Muskelbalken bedeckt, verlaufen die Blutgefässe, während die Oberfläche vom Epithel bekleidet wird.

Das Epithel auf den Höhen der starken Kämme ist einfach, aber zweizeilig, hoch und flimmernd. Vielfach sind Becherzellen dazwischen gestreut. Die flimmernden Epithelzellen auf den Kämmen der hohen Septen zusammen mit ihrer bindegewebigen Grundlage bilden den Schleimhautüberzug des Binnenraumes, der sich bis in die Vorräume der Alveolen fortsetzt. Die Schleimhaut ist über ihrer muskulösen Unterlage leicht verschieblich, um sich dem jeweiligen Contractionszustande derselben leicht anpassen zu können. Hierfür legen Faltenbildungen, die an contrahirten Lungen zur Beobachtung kommen, Zeugniss ab.

Von der Höhe der grossen Septen gegen die Lungenwand zu nimmt das Epithel an Höhe ab, verliert die Flimmerhaare und hat häufig schon an den niedrigen Leisten, immer aber am Grund der kleinen Alveolen, die Form glatter, charakteristisch respiratorischer Epithelien erlangt. Die Form des respiratorischen Epithels wurde von Elenz für den Frosch durch Imprägnation mit Argentum nitricum festgestellt. „Am häufigsten findet man in allen Alveolen über den Capillaren ein gleichmässiges, vollständiges, einfaches Plattenepithel, bestehend aus grossen Zellen, die mit ihren Ecken fast durchgängig in den Capillarmaschen zusammenstossen. An jeder dieser Zellen ist eine dünne plattenartige Ausbreitung und ein protoplasmatischer, den Zellenkern einschliessender Zapfen zu unterscheiden, der von einer Ecke der Zelle ausgeht. Die dünnen Platten liegen den Capillaren unmittelbar auf, die verdickten Zapfen dagegen liegen in den Capillarmaschen.“ Dieses Epithel unterscheidet sich zwar von dem respiratorischen Epithel, welches Kölliker beim Menschen beschreibt, indem nach diesem Autor dort neben kernhaltigen Pflasterzellen auch kernlose, homogene, polygonal gestaltete Platten vorkommen, ähnlich wie bei den Reptilien; doch wird bei beiden Thiergattungen, um günstige Bedingungen für den Gasaustausch zu gewinnen, das gleiche Princip beobachtet, da hier wie dort nur eine sehr dünne Protoplasmaschicht die Capillaren von der Luft trennt, denn die Kerne liegen überall, mögen sie mit der grossen Zellplatte in Zusammenhang

stehen oder eigenen, kleineren Zellen angehören, nur in den Maschen der Capillaren.

Die Capillaren, welche unter dem hohen Cylinderepithel liegen, sind völlig verschieden von jenen, welche sich in den peripheren Alveolen verzweigen. Denn die Capillaren auf der Höhe der grossen Kämme sind zwar subepithelial gelegen, aber nur äusserst spärlich vertheilt und fallen durch die Enge ihres Kalibers auf. Während im Gegensatz hierzu in den Alveolen Capillaren mit einem 4—5 Mal so weiten Lumen ein dichtes, engmaschiges Netz bilden.

Wenn wir der gegebenen Schilderung folgend die respiratorische Eignung der einzelnen Lungenabschnitte beurtheilen, so kommen wir zu dem Schluss, dass nur die Alveolen jene Einrichtung besitzen, welche wir als Grundlage eines ausreichenden Gasaustausches ansehen, während die verstreut unter dem hohen Flimmerepithel des Binnenraumes gelegenen engen Capillaren bei der Athmung nicht wesentlich in Betracht kommen können.

In Berücksichtigung aller Befunde, die bei der makroskopischen und mikroskopischen Untersuchung erhoben wurden, ist es anatomisch und physiologisch berechtigt, die Lunge in zwei functionell verschiedene Abschnitte zu theilen, in den Binnenraum, der Mangels einer respiratorischen Einrichtung für die Aufbewahrung und Leitung der Luft dient, und in die blutgefässreichen, respirirenden Alveolen.

Wenn man einen Vergleich mit der Säugethierlunge sucht, muss man den Binnenraum dem Bronchus, die Vorräume den Alveolargängen gegenüber stellen. Die Identificirung der Alveolen ergibt sich dann von selbst.

Aus dieser Eintheilung ist bereits die Bedeutung, welche ich der glatten Muskulatur in der Amphibienlunge zumessen möchte, ersichtlich. Das beschriebene Muskelbalkennetz ist zwischen den luftführenden Binnenraum und die peripher angeordneten Alveolen eingeschaltet und muss durch seine Contraction den Binnenraum verkleinern und bei geschlossenem Aditus laryngis die Luft aus diesem in die Alveolen drängen. Die Amphibien besitzen daher in der glatten Lungenmuskulatur einen Apparat, welcher ihnen die partie-

weise Verwendung der im Binnenraum angesammelten Luft ermöglicht.

Ich möchte noch einige Angaben über die phylogenetische Entwicklung der Lunge bei Reptilien, Vögeln und Säugern hinzufügen, um die Function der Lungenmuskulatur auch bei diesen Thieren zu besprechen.

Die Ausbildung der Lunge zu einem höher differenzirten, functionstüchtigeren Organ erfolgt auf der Grundlage eines immer complicirter gestalteten Leistensystems.

Während auf einer niedrigen Entwicklungsstufe (Amphibien, Ophidier, einzelne Saurier) einfache Leisten der Wand aufsitzen und mit dieser primäre Alveolen bilden, welche mit ihrem Lumen in den gemeinsamen Binnenraum blicken, tragen diese Leisten bei anderen Thieren an ihren Seitenflächen ebenfalls Balken, die sich zur Begrenzung kleinerer, secundärer Alveolen aneinanderreihen. Diese auf die eben beschriebene Weise gebildeten Alveolen öffnen sich nicht mehr in den Binnenraum, sondern in die primären Alveolen. Durch weitere Verfolgung dieses Entwicklungsprincips gewinnen die Alveolen immer mehr an Zahl und Mannigfaltigkeit der Gestaltung.

Zugleich nehmen einzelne Septen an Höhe zu und wachsen einander von zwei gegenüberliegenden Seiten der Lunge entgegen (Monitoridae), wodurch der früher einheitliche Binnenraum in zwei oder mehrere Hauptabschnitte zerfällt. Durch diese Anordnung der Septen werden röhrenförmige Hohlräume begrenzt, die mit einander communiciren. Hiermit ist die Bildung des Bronchialbaums der Säugethiere angebahnt.

Bei dem eben geschilderten Entwicklungsgang, den die Lunge in der aufsteigenden Reihe der Vertebraten nimmt, treten zwei Momente immer deutlicher hervor. Erstens verschafft sich das Bestreben der Lunge nach Oberflächenvergrösserung immer mehr Geltung, und zweitens heben sich die beiden functionell von einander verschiedenen Abschnitte, die luftführenden Wege und die respirirenden Alveolen, immer schärfer von einander ab. Dabei behält die Muskulatur ihre Beziehung zu den luftführenden Wegen bei.

Gestützt auf die angeführten Thatsachen erscheint die Annahme berechtigt, dass die Lungenmuskulatur auch bei Reptilien, Säugern und Vögeln eine gleichartige Wirkung ausübt wie bei den Amphibien. Doch muss berücksichtigt werden, dass einerseits die Bronchialmuskulatur

bei den höheren Wirbelthieren relativ an Menge abnimmt, und andererseits der Athemmechanismus bei den Amnioten nach den Gesetzen der Saugpumpe erfolgt. Durch den letzteren Umstand wird im Gegensatz zu den Amphibien eine ausgiebigere Inspiration und eine bessere Vertheilung der Luft ermöglicht. Daher nimmt die Bedeutung der Muskulatur für den gesammten Athemmechanismus bei den hoch differenzirten Lungen ab.

Zum Schluss muss ich noch eine Arbeit R. H. Kahn's erwähnen (Zur Lehre von der Athmung der Reptilien. Archiv f. Anatomie und Physiol. 1902), in der eine Bemerkung über die Muskulatur der Eidechsenlunge enthalten ist, die zu meinem Thema in Beziehung gebracht werden kann. Der Autor schreibt die Athemcurve einer Eidechse mit hoch durchschnittenem Rückenmark und beobachtet „active rhythmische Zusammenziehungen der Lunge und darauffolgende passive Ausdehnungen derselben". Diese Zusammenziehungen der Lunge sind gleichbedeutend mit der von mir angenommenen Verengerung des Lungenbinnenraums und werden auch von Kahn auf eine Contraction der glatten, vom Vagus innervirten Muskulatur zurückgeführt. Wenn die eben erwähnten Lungencontractionen auch bei Thieren mit intactem Rückenmark stattfinden, dann stehen wir, meint Kahn, vor der merkwürdigen Thatsache, „dass die Lunge unter gewissen Verhältnissen nach jedem Glottisschluss, ohne dass die Möglichkeit einer Exspiration gegeben ist, ihr Volumen zu verkleinern trachtet". Den Zweck dieser Verkleinerung anzugeben sieht er sich ausser Stande. Ich freue mich, dass durch die Untersuchungen Kahn's Muskelcontractionen festgestellt wurden, die bei geschlossener Glottis stattfinden. Nach meiner Auffassung kam hier eine rhythmische Verkleinerung des Lungenbinnenraumes mit vertheilender Wirkung auf die darin enthaltene Luft zur Beobachtung.

Im II. physiologischen Theil hoffe ich durch Experimente den Beweis für die hier aufgestellten Behauptungen zu erbringen.

Bezüglich der Literatur verweise ich auf meine Arbeit: „Zur Morphologie und Physiologie des Gefässsystems am Respirationstract". Anat. Hefte, Bd. 22.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Stück aus der Lungenwand von Kryptobronchus japonicus vom Binnenraum aus gesehen. Man sieht grobe Balken mit verdickten, überhängenden Rändern und blickt in die kuppelförmigen Vorräume. Am Boden derselben liegt ein von zarten Septen gebildetes, nach aussen convexes Netzwerk, durch dessen Maschen man in die respirirenden, peripherwärts gelegenen Alveolen gelangt.

Fig. 2. Histologischer Querschnitt durch dieselbe Lunge. Gefärbt, Hämatoxilin-van Gieson. Schwache Vergrösserung. Ein grober Balken begrenzt den Binnenraum und trägt zweizeiliges Cylinderepithel. Die zarten Balken bilden die Wand der Alveolen und sind von zahlreichen, weiten Capillaren bedeckt. An manchen Stellen ist die Schnittführung tangential zur Oberfläche einer Alveole geführt und man sieht dann Convolute von Capillaren. Während der Grundstock aller Balken aus Muskulatur besteht, ist die periphere Lungenwand selbst frei von Muskulatur.

Abkürzungen bei Fig. 1 u. 2.

Alveole . . . . = *Al.*
Arterie . . . . = *A.*
Aussenwand . . . . = *Auw.*
grober Balken . . . . = *gr. B.*
zarter Balken . . . . = *z. B.*
Binnenraum . . . . = *Br.*
Epithel . . . . = *Ep.*
Capillare. . . . . = *C.*
flach getroffene Capillare . . . . = *fl. C.*
Schnittfläche . . . . = *S.*
Vorraum . . . . = *Vr.*

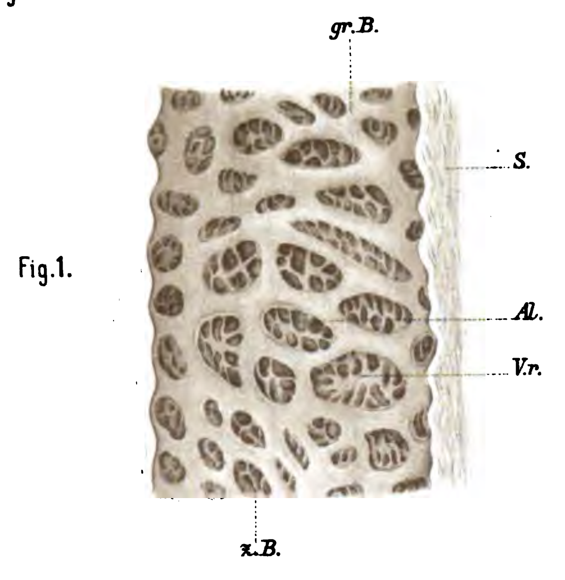


Fig. 1.

Fig. 2.

Auw.
A.
fl. C.
z. B.
C.
Ep.
Br.
Al.
gr. B.

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.
Verlag v. Emil Strauss, Bonn.



(Aus dem physiologischen Institut der Universität Rostock.)

Die Wirkung des lackfarbenen Blutes auf das isolirte Froschherz.

Von

E. Brandenburg.

(Mit 5 Textfiguren.)

In der kürzlich in dieser Zeitschrift mitgetheilten Abhandlung „Ueber die angebliche Unfähigkeit des lackfarbenen Blutes, den Herzmuskel zu ernähren" hat Herr Professor Langendorff (1) schon summarisch die Ergebnisse meiner Versuche mitgetheilt. Die ausführliche Darstellung derselben soll in dieser Arbeit niedergelegt werden. Meine Aufgabe bestand in der Prüfung des lackfarben gemachten (cytolytischen) Blutes verschiedener Säugethierarten auf das damit durchspülte Froschherz. Da schon die Beobachtungen Langendorff's am Warmblüterherzen gezeigt hatten, dass die verschiedenen Arten cytolytischen Blutes in Betreff ihrer Fähigkeit, das überlebende Herz schlagfähig zu erhalten, von einander abwichen, war zu untersuchen, ob dasselbe auch bei Benutzung des Froschherzens gilt; insbesondere war an ihm zu prüfen, inwieweit die Vermuthung richtig ist, dass dabei die Kaligehalte der zerstörten rothen Blutkörperchen eine Rolle spielen. Es musste also untersucht werden, ob cytolytisches Blut der Thierarten, deren Blutkörperchen wenig Kali enthalten, im Stande ist, die Arbeitskraft des Herzens zu erhalten, und ob cytolytisches Blut der Thierarten, deren Blutkörperchen mehr Kali aufweisen, die Herzthätigkeit hemmt oder vernichtet.

Meine Experimente erstrecken sich auf das Blut von Katze, Hund, Ziege, Kalb, Schaf, Schwein, Pferd, Meerschweinchen, Kaninchen und Mensch.

Methode.

Das Blut der erwähnten Schlachtthiere erhielt ich aus dem Schlachthause; das Menschenblut wurde in der chirurgischen Klinik bei aseptischen Operationen gewonnen. Dem Chef dieser Klinik, Herrn Professor Müller, spreche ich an dieser Stelle für sein freundliches Entgegenkommen meinen besten Dank aus.

Für die meisten meiner Versuche benutzte ich das von Williams eingeführte Froschherzmanometer mit Perles'schen Glasventilen (*W*); bei fünf Versuchen verwendete ich einen nach dem Kronecker'schen Princip arbeitenden Apparat unter Benutzung der Williams'schen Herzcanüle (*K*).

Die Handhabung beider Verfahren ist zu bekannt, als dass ich sie hier zu beschreiben brauche. Erwähnen will ich hier nur, dass bei dem Williams'schen Manometer die Druckhöhe, die durch die einfliessende Speisungsflüssigkeit auf dem Herzen lastete, etwa 21—25 cm Blut, und die Höhe, die das Herz überwinden musste, um die Flüssigkeit auszupumpen, etwa 29 cm betrug. Die Förderung des Herzens wurde durch ein Maassgefäss bestimmt.

Die Herstellung des cytolytischen Blutes wurde durch Hinzufügung des dreifachen Volumens destillirten Wassers bewerkstelligt. War die Flüssigkeit vollkommen durchsichtig geworden, so ward sie durch starke Kochsalzlösung auf einen NaCl-Gehalt von 0,68—0,7 % gebracht.

Um ganz sicher zu sein, dass in der Flüssigkeit keine Blutkörperchen mehr vorhanden waren, und um die Stromata zu entfernen, wurde die Lösung längere Zeit der Centrifugirung unterworfen.

Als Versuchsobjecte dienten stets Herzen von Rana esculenta.

Versuche.

Katzenblut.

Von den damit angestellten Versuchen mögen folgende als Beispiele mitgetheilt werden.

Versuch vom 8. October 1902.

Blut einer am 7. October durch die l. Karotis verbluteten chloroformirten Katze (Fig. 1).

Die cytolytische Mischung ist 5 Stunden centrifugirt worden. Herz taucht in die Flüssigkeit, mit der es gespeist wird.

10ʰ 52′. Das Froschherz wird mit 0,7%iger Kochsalzlösung durchspült. 11ʰ. Cytolytisches Blut eingeführt. Herz schlägt sehr gut. Blutförderung: 10 ccm in 58″. 11ʰ30′. Die bisherige Speisungsflüssigkeit wird mit normalem, ebenso stark verdünntem Blute vertauscht. Es macht sich kein erheblicher Unterschied bemerkbar. Förderung: 10 ccm in 65″. 11ʰ 54′ wird wieder cytolytisches Blut durchgeleitet. Kein merklicher Unterschied in der manometrischen Aufzeichnung; Förderung: 10 ccm in 61″. 12ʰ 13′ wird nochmals normales Blut eingeführt. Kein Unterschied. 5ʰ schlägt das Herz noch immer gut. Förderung: 10 ccm in 75″.



Fig. 1. Katzenblut (*W*). 1. Cytolytisches Blut, etwa 1/2 Stunde nach Beginn dieser Speisung. — 2. Normales Blut, unter denselben Bedingungen hindurchgeleitet.

Versuch vom 29. October 1902.

Blut von einer kurz vorher in der Chloroformnarkose durch die l. Karotis entbluteten Katze. Das cytolytische Blut ist 45 Minuten centrifugirt worden. Herz wird von aussen durch die Flüssigkeit, mit der es gespeist wird, feucht gehalten.

12ʰ 55′. Froschherz wird mit normalem Blute gespeist. Herz schlägt gut. 1ʰ 8′. Cytolytisches Blut eingeführt. Herzthätigkeit bleibt dieselbe. 4ʰ. Herz schlägt noch immer ausgezeichnet. 6ʰ. Es ist noch immer eine gleichmässige, gute Thätigkeit des Herzens vorhanden. 7ʰ 30′. Herz schlägt noch immer gut. Versuch abgebrochen.

Es gelingt also, durch Speisung mit Katzenblut das Froschherz zu einer viele Stunden lang anhaltenden energischen Thätigkeit zu bringen. Und zwar steht das cytolytische Katzenblut dem normalen in seiner Wirkung auf das isolirte Froschherz in keiner Weise nach, wie sich aus der Vergleichung der Förderungsmessungen und den graphischen Aufzeichnungen ergibt.

Hundeblut.

In der gleichen Weise wie das Katzenblut verhielt sich das des Hundes. Auch dieses besitzt noch im cytolytischen Zustand die

Fähigkeit, dem Froschherzen längere Zeit hindurch seine Schlagkraft zu bewahren. Einen Versuch, in dem ich das Froschherz ausschliesslich mit lackfarbenem Hundeblut speiste, greife ich heraus.

Versuch vom 10. November 1902.

Blut von einer kurz vorher getödteten jungen Hündin (nark. mit Chloroform). Das lackfarben gemachte Blut ist eine Stunde centrifugirt und die von den Stromata abgehobene Flüssigkeit noch filtrirt worden. Herz badet in demselben Blute (Fig. 2).

Nachdem das Herz durch eine 0,7 %ige Kochsalzlösung fast bis zum vollständigen Stillstand erschöpft ist, wird 12^{h} 32′ cytolytisches Blut eingeführt. Herz schlägt sehr gut. Förderung unter Widerstand (Klemmschraube am Abflussschlauch) 10 ccm in 95″; ohne Widerstand 10 ccm in 69″. Nachdem das



Fig. 2. Cytolytisches Hundeblut (*W*). — 1. Bald nach Beginn der Speisung. — 2. Nach 8 Minuten. — 3. Nach 6½ Stunden.

Herz schon eine Stunde geschlagen hat, zeigt die Aufschreibung noch keinen Unterschied in der Herzthätigkeit. 5^{h} 30′. Noch immer gutes Schlagen. Förderung: 10 ccm in 89″; ohne Widerstand: 10 ccm in 61″. Bis 6^{h} 45′ schlägt das Herz noch immer gut und regelmässig. Gegen 7^{h} steht das Herz. Verstopfung. Das Hinderniss wird beseitigt, und das Herz setzt seine Thätigkeit fort. Es wird noch bis 8^{h} beobachtet. Schläge sind jetzt zwar schwächer, aber regelmässig.

Im Gegensatz zu den beiden eben besprochenen Blutarten haben die nun folgenden alle das Gemeinsame, in cytolytischem Zustande mehr oder weniger schädlich auf die Herzthätigkeit zu wirken.

Ziegenblut.

Versuch vom 3. November 1902.

Blut an demselben Tage von einer etwa 5 Jahre alten Ziege gewonnen. Cytolytische Mischung ist 36′ centrifugirt worden. 1^{h}. Herz wird mit normalem

Ziegenblut gespeist. Es schlägt gut. 1 h 25′. Cytolytisches Blut eingeführt. Pulshöhe und Frequenz nehmen langsam, aber stetig ab. Die Diastolen werden gedehnter. 1 h 42′. Vollkommener Stillstand des Herzens in Diastole. 1 h 48′. Normales Blut bringt das Herz wieder zum Schlagen, wenn auch nur schwach; Herz scheint gelitten zu haben. 2 h 11′ wird nochmals cytolytisches Blut eingeführt; Herz steht sofort still. Massage, Verstärkung oder Schwächung des Druckes, Verminderung der Widerstände haben keine Wirkung.

Hieraus geht hervor, dass normales Ziegenblut im Stande ist, die Herzthätigkeit zu erhalten und das Herz auch wieder zu beleben, wenn es durch cytolytisches Blut geschädigt ist, dass dagegen das cytolytische Ziegenblut das Herz zum Stillstand in der Diastole bringt. Bei dem mitgetheilten Versuche trat nach 17 Minuten Stillstand ein. Ein anderes Mal vermochte das Herz noch nach 27 Minuten geringe Contractionen auszuführen.

Schafblut.

Aehnlich wie beim Ziegenblut war die Wirkung des Schafblutes. Auch hier zeigte das normale Blut die Eigenschaft, den Herzschlag zu bewahren. Das cytolytische Blut brachte das Herz nach einiger Zeit zum fast vollständigen Stillstand.

Versuch vom 1. November 1902.

Blut von einem etwa 1 Jahr alten Hammel am 30. October Abends gewonnen.

11 h 35′. Froschherz mit normalem Blute gespeist. Herz schlägt gut. 11 h 51′. Es wird cytolytisches Blut benutzt. Herzschlag und Frequenz werden allmählich immer geringer. Die nach 11 Minuten bestimmte Förderung ergibt: 10 ccm in 366″. 12 h 8′. Normales Blut bringt das Herz wieder zu besserer Thätigkeit. Frequenz verlangsamt. Förderung: 10 ccm in 220″. 12 h 32′ wird nochmals mit cytolytischem Blute gespeist. Das Herz kommt nach kurzer Zeit zum vollständigen Stillstand. 12 h 36′ bringt normales Blut das Herz wieder zum Schlagen. 12 h 42′. Versuch abgebrochen.

Kalbsblut.

Dasselbe Resultat ergaben die Versuche mit Kalbsblut, wie der Versuch vom 5. November 1902 zeigen soll (Fig. 3).

Blut von einem etwa 1 Tag alten Kalbe am 4. November Abends gewonnen. Cytolytisches Blut ist 64 Minuten centrifugirt und dann filtrirt worden. Herz wird von aussen mit der jedesmaligen Speisungsflüssigkeit befeuchtet.

12 h 12′. Herz wird mit normalem Blute gespeist; schlägt gut. 12 h 14′ wird

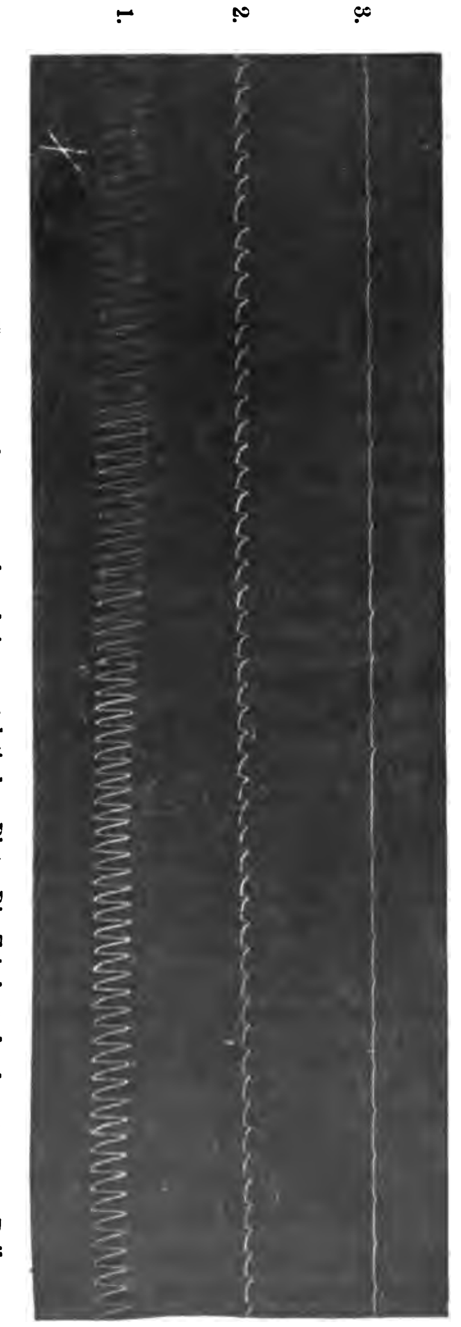


Fig. 3. Kalbsblut (W). — ½ : 1. Anfangs normales, bei × cytolytisches Blut. Die Zeitabstände der einzelnen Reihen entsprechen je 10 Minuten.

cytolytisches Blut durchgeleitet. Herzschlag wird langsam geringer, und das Herz kommt nach 14 Minuten fast zum Stillstand. 12ʰ 38′. Wieder eingeführtes normales Blut bringt es zu gutem Schlagen. 1ʰ. Es wird mit cytolytischem Blute und dann 1ʰ 10′ mit normalem Blute nochmals gewechselt. Es treten dieselben Erscheinungen wie vorher auf. 1ʰ 32′. Versuch abgebrochen.

Pferdeblut.

Zu diesem Versuche benutzte ich den Kronecker-schen Apparat.

Versuch vom 15. October 1902.

Blut von einem etwa 9 Jahre alten Schimmel. Getödtet an demselben Tage wegen schlecht geheilter Vorderfussfractur. Cytolytisches Blut ist 1 Stunde centrifugirt und dann filtrirt worden. Herz taucht in 0,7 %ige Kochsalzlösung. (Fig. 4.)

11ʰ 46′. Normales Blut wird zur Speisung benutzt. Herz schlägt gut. 11ʰ 49′. Cytolytisches Blut eingeführt. Herz schlägt sofort bedeutend langsamer, zuerst unregelmässig, dann besser. Frequenz bleibt jedoch gering. Nach 1 Minute wird der Herzschlag wieder unregelmässig. Nach 11 Minuten steht das Herz still, beginnt aber bald wieder in gleicher Unregelmässigkeit wie vorher zu schlagen. Der bis dahin nicht gewechselte Herzinhalt wird erneuert. 12ʰ 5′. Die Frequenz nimmt weiter ab. 12ʰ 10′. Wiederum Herzinhalt gewechselt. Es treten grössere Stillstände ein. 12ʰ 17′. Normales Blut eingeführt. Herz schlägt wieder aus-

gezeichnet. 12h 20′. Wieder cytolytisches Blut benutzt. Sofort tritt Unregelmässigkeit des Schlagens ein, und die Frequenz nimmt ab. 12h 31′. Die Herzfüllung wird gewechselt. Das Herz steht still, fängt dann wieder an, langsam zu schlagen. 12h 35′. Normales Blut wird eingeführt. Sogleich gute Herzthätigkeit. 12h 58′. Wiederum cytolytisches Blut eingeführt. Herz steht. Es kommt dann noch 2 Minuten lang zu verlangsamten Schlägen. Die Pulshöhe und die Frequenz werden aber immer geringer. Nachdem der Inhalt erneuert ist, steht das Herz vollkommen. 1h 13′. Normales Blut eingeführt. Herz erholt sich langsam, aber stetig. Pulshöhe und Frequenz erreichen nach 2 Minuten ihre alte Höhe. 1h 19′ wird wieder cytolytisches Blut eingeführt. Herz steht zunächst. Es kommt dann zu sehr langsamen und geringen Schlägen. Nachdem aber die Füllung erneuert ist, steht das Herz dauernd. Mechanische Reize sind ohne Wirkung. 1h 37′. Mit Ringer-Lösung (0,01 % KCl, 0,01 % $NaHCO_3$, 0,02 % $CaCl_2$, 0,7 % NaCl) gespeist, erholt sich das Herz zu guter Thätigkeit.



Fig. 4. Pferdeblut (*K*). — 1. Normal. — 2. Lackfarben (3 bis 4 Minuten nach Beginn der Spülung mit diesem Blute).

Das cytolytische Pferdeblut wirkte plötzlicher als das cytolytische Ziegen-, Schaf- und Kalbblut. Gleichfalls ausserordentlich rasch trat die Wirkung des cytolytischen Blutes von Schwein, Kaninchen, Meerschweinchen und Mensch ein. Zur Erläuterung werde ich von den mit diesen Blutarten angestellten Experimenten je einen, von den mit Menschenblut angestellten zwei Versuche mittheilen.

Schweineblut.

Versuch vom 28. October 1902.

Blut von einem etwa ¾ Jahr alten Schwein (♀). Cytolytisches Blut ist 90 Minuten centrifugirt worden. Herz wird von aussen mit der jedesmaligen Speisungsflüssigkeit befeuchtet.

12h 8′. Froschherz, mit normalem Blute gespeist, schlägt gut. 12h 16′. Cytolytisches Blut eingeführt. Herz schlägt sofort langsamer und schwächer und kommt bald vollkommen zum Stillstand. 12h 28′. Es wird wiederum normales

Blut benutzt. Herz erholt sich, bleibt aber in seiner Frequenz geschädigt. 12 h 42′. Ein nochmaliger Wechsel mit cytolytischem Blute bringt das Herz bald wieder zum Stillstand. 12 h 58′ bringt normales Blut das Herz auf's Neue zum Schlagen. 1 h 32′. Ein Wechsel mit cytolytischem Blute hat wieder dieselbe Wirkung wie vorher. 1 h 55′. Versuch abgebrochen.

Kaninchenblut.

Versuch vom 18. October 1902.

Blut von einem an demselben Tage durch die l. Karotis entbluteten Kaninchen gewonnen. Cytolytisches Blut ist 60 Minuten centrifugirt worden. Herz taucht in 0,7 %ige Kochsalzlösung.

11 h 54′. Herz wird mit normalem Blute gespeist; schlägt gut. 12 h. Förderung: 10 ccm in 78″. 12 h 5′. Das normale Blut wird durch cytolytisches ersetzt. Pulshöhe nimmt sofort ab, ebenso die Frequenz, die progressiv geringer wird. 12 h 12′ stellt sich eine Gruppe besserer Schläge ein, doch bald nehmen Pulshöhe und Frequenz noch mehr ab, und 12 h 51′ steht das Herz still. 1 h 21′ wird normales Blut eingeführt; Pulshöhe und Frequenz gut. 1 h 27′. Versuch abgebrochen.

Meerschweinchenblut.

Versuch vom 17. October 1902.

Blut von einem an demselben Tage durch beide Karotiden verbluteten Meerschweinchen. Cytolytisches Blut ist 60 Minuten centrifugirt worden. Kronecker'scher Apparat. Herz taucht zunächst in 0,7 %ige Kochsalzlösung. Nach dem ersten Wechsel wird es von aussen mit der jedesmaligen Speisungsflüssigkeit befeuchtet.

11 h 50′. Herz wird mit normalem Blute gespeist; schlägt gut. 12 h 15′. Cytolytisches Blut. Herz steht fast. Nur sehr geringe peristaltische, von der Basis nach der Spitze verlaufende Bewegungen sind zu erkennen; es treten keine wirklichen Contractionen mehr auf. 12 h 31′ wird wiederum normales Blut eingeführt. Herz erholt sich schnell. 12 h 35′ wird wieder cytolytisches Blut benutzt. Nach einigen geringen peristaltischen Schlägen steht das Herz. 12 h 39′. Der Wechsel mit normalem Blute bringt das Herz wieder zu guter Thätigkeit. 12 h 59′. Versuch abgebrochen.

Menschenblut.

Versuch vom 25. October 1902.

Zu diesem Versuche benutzte ich ausser Menschenblut zum Schlusse zur Vergleichung noch Kaninchenblut. Blut bei einer Operation wegen Sehnenscheidenphlegmone des Daumens der linken Hand eines 53 Jahre alten Mannes an demselben Tage gewonnen. Cytolytisches Blut ist 45 Minuten centrifugirt worden, Herz wird mit der jedesmaligen Speisungsflüssigkeit von aussen feucht gehalten.

1 h 50'. Herz wird mit normalem Menschenblut gespeist; schlägt sehr kräftig. Förderung: 10 ccm in 66'. 2 h. Cytolytisches Blut durchgeleitet. Frequenz sofort geringer. Pulshöhe nimmt allmählich gleichfalls ab. Bald steht das Herz fast ganz. Nur geringe peristaltische Bewegungen, keine wirklichen Contractionen sind bemerkbar. 2 h 17'. Eingeführtes normales Blut bringt das Herz wieder zu guter Thätigkeit. 2 h 30' wird wieder cytolytisches Blut eingeführt. Herz steht fast ganz. 2 h 35' wird normales Kaninchenblut von einem am Tage vorher verbluteten Kaninchen benutzt. Das Herz erholt sich; doch bleibt die Frequenz etwas geringer als vorher bei Speisung mit normalem Menschen-

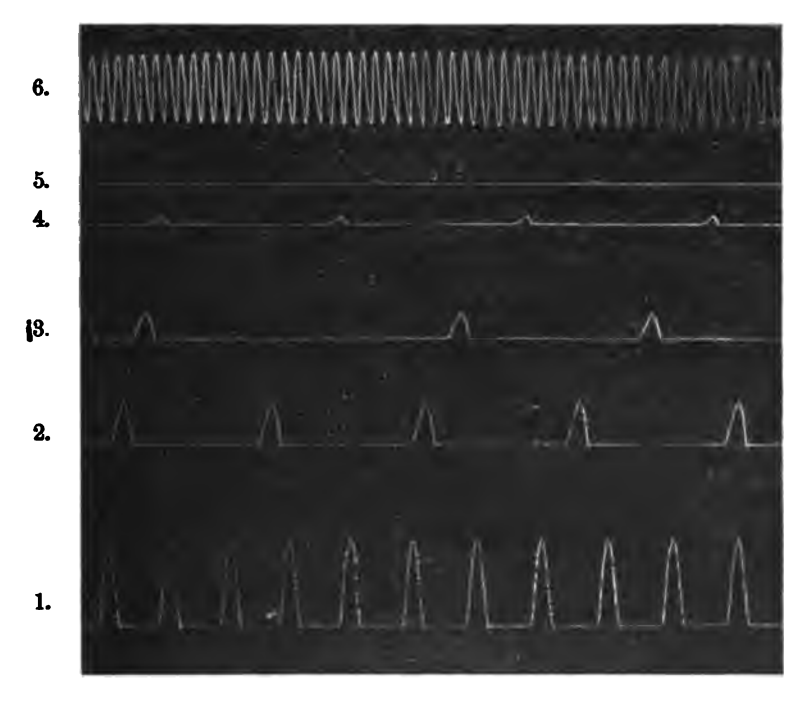


Fig. 5. — Cytolyt. Menschenblut (*K*). Reihen 1—5 in Abständen von je 7 Minuten gezeichnet. Bei 6. Spülung des zum völligen Stillstand gelangten Herzens mit Kochsalzlösung.

blute. 2 h 40'. Das Kaninchenblut durch normales Menschenblut ersetzt. Herzschlag ebenso gut wie vorher. Frequenz bessert sich allmählich. 2 h 50. Cytolytisches Kaninchenblut verursacht dieselben Erscheinungen wie das vorher gebrauchte cytolytische Menschenblut. 3 h. Versuch abgebrochen.

Versuch vom 20. October 1902.

Zu diesem Versuche wird verwendet das nach dem ersten Hautschnitt fliessende Blut von einem 27 Jahre alten Mädchen (wegen Appendicitis operirt). Cytolytisches Blut ist 30 Minuten centrifugirt worden. Herz wird von aussen mit der jedesmaligen Speisungsflüssigkeit befeuchtet. Kronecker'scher Apparat. (Fig. 5.)

12 h 35'. Froschherz wird mit 0,7 %iger NaCl-Lösung durchspült. 12 h 37'. Cytolytisches Blut wird eingeführt. Herz schlägt sofort geringer. Die Pausen zwischen den einzelnen Schlägen werden grösser. Herzthätigkeit nimmt stetig ab und erlischt schliesslich vollkommen. 1 h 20'. 0,7 %ige NaCl-Lösung belebt das Herz wieder zu guter Thätigkeit.

Folgerungen aus den bisherigen Versuchen.

Aus den mitgetheilten Versuchen folgt, dass von den untersuchten Blutarten das Blut der Wiederkäuer (Kalb, Schaf, Ziege) ganz besonders aber das des Kaninchens, Meerschweinchens, Pferdes, Schweines und des Menschen nach Auflösung der rothen Blutkörperchen nicht im Stande ist, das Froschherz zu ernähren, während dieselben Blutarten, bei gleicher Verdünnung, aber unter Schonung der rothen Blutkörperchen benutzt, ein brauchbares Nährmittel für das Froschherz darstellen. Im vollen Gegensatz zu diesen Erfahrungen stehen diejenigen, die ich mit dem cytolytischen Katzen- und Hundeblut gemacht habe, das viele Stunden lang das Herz bei voller Leistungsfähigkeit zu erhalten vermag.

Es stimmen diese Ergebnisse gut zu den Erfahrungen, die Langendorff am isolirten und künstlich gespülten Säugethierherzen gemacht hat, denen zu Folge zwar das Herz der Katze und des Hundes durch lackfarbenes Blut desselben Thieres ernährt werden kann, das des Kaninchens dagegen die Speisung mit ebensolchem Kaninchenblut nicht verträgt.

Demgemäss muss der aus den Beobachtungen von Kronecker und Mc. Guire (2), Heffter (3), Albanese (4), Göthlin (5) abgeleitete Satz, dass lackfarbenes Säugethierblut zur Speisung des Froschherzens ungeeignet sei, dahin eingeschränkt werden, dass er nur für gewisse Blutarten, jedenfalls aber nicht für das Blut der Katze und des Hundes Gültigkeit besitzt. Diese Thatsache ist desshalb wichtig, weil aus ihr hervorgeht, dass die Untauglichkeit des lackfarbenen Blutes mancher Thiere auf specifischen Eigenthümlichkeiten eben dieser Blutarten, nicht aber auf den physikalischen Zustandsänderungen beruht, die durch die Cytolyse hervorgebracht worden sind.

Auch der von Göthlin geäusserte Gedanke, dass eine Bindung des für die Herzspeisung nöthigen Ca durch das freigewordene Hämoglobin im Spiele sei, lässt sich schon desshalb zurückweisen,

weil ja auch im Blute der Katze und des Hundes eine solche Bindung stattfinden müsste. Keineswegs aber sind, wie man vielleicht annehmen könnte, diese Blutarten mit grösseren Ca-Mengen versehen als die anderen, wie aus den Analysen von Abderhalden (6) zu entnehmen ist, dessen auf das Ca bezügliche Angaben ich in folgender Tabelle zusammengestellt habe.

Gehalt an CaO in 1000 Gewichtstheilen Blut.

Katze	0,053	Schaf I	0,070
Hund I	0,062	Schaf II	0,069
Hund II	0,049	Pferd I	0,051
Ziege	0,066	Pferd II	0,054
Rind	0,069	Schwein	0,068
Stier	0,064	Kaninchen	0,072

Wohl aber bestehen, wenn man die verschiedenen von mir benutzten Blutarten vergleicht, wesentliche Unterschiede im Gehalt an einem Stoffe, der, vorwiegend in den roten Blutkörperchen vorhanden, durch deren Auflösung frei wird und so Gelegenheit erhält, einen Einfluss auf das Herz zu üben, den er bei Unversehrtheit der Blutkörperchen nicht zu üben vermochte. Dieser Stoff ist das Kali, das in den rothen Blutkörperchen mancher Thiere in so grossen, in denen anderer in so geringen Mengen vorkommt, dass sich unter Berücksichtigung der Giftwirkung grösserer Kalimengen damit die beobachteten Differenzen im Verhalten der einzelnen Blutarten zur Genüge erklären. Ich stelle nach den Blutanalysen von Abderhalden und (soweit Menschenblut in Betracht kommt) von C. Schmidt (7) eine Tabelle zusammen, die den verschiedenen Kaligehalt im Blute der einzelnen Thierarten erkennen lässt.

(Siehe die Tabelle auf S. 636.)

Vom Meerschweinchenblut liegen Bestimmungen nicht vor; doch kann man wohl annehmen, dass darin ungefähr dieselbe Menge Kali enthalten sein wird wie im Kaninchenblut.

Wie die Tabelle zeigt, ist im Serum überall ein fast gleicher geringer Kaligehalt vorhanden. Normales Blut jeder Art zeigte sich auch in allen meinen Versuchen für die Thätigkeit des Froschherzens nicht schädlich. Dagegen enthalten die Blutkörperchen sehr ungleiche Mengen. Ein Minimum finden wir in denen der Katze (0,258 ‰) und des Hundes (0,257 und 0,289 ‰), ein Maximum

Gehalt an K_2O.

	1000 Gewichtstheile Blut enthalten:	1000 Gewichtstheile des defibrinirten Blutes enthalten in:		1000 Gewichtstheile Blutkörperchen enthalten:	1000 Gewichtstheile Serum enthalten:
Katze . . .	0,260	434,0 Körperchen 0,112	566,0 Serum 0,148	0,258	0,262
Hund I . .	0,251	407,3 Körperchen 0,118	592,7 Serum 0,113	0,289	0,226
Hund II . .	0,258	442,8 Körperchen 0,114	557,2 Serum 0,144	0,257	0,259
Ziege . . .	0,396	347,2 Körperchen 0,236	652,8 Serum 0,160	0,679	0,246
Stier . . .	0,407	334,3 Körperchen 0,233	665,7 Serum 0,174	0,696	0,262
Rind . . .	0,407	325,5 Körperchen 0,235	674,5 Serum 0,172	0,722	0,255
Schaf I . .	0,405	306,3 Körperchen 0,228	693,7 Serum 0,177	0,744	0,256
Schaf II . .	0,408	319,2 Körperchen 0,236	680,8 Serum 0,172	0,739	0,254
Pferd I . .	2,738	529,7 Körperchen 2,614	470,3 Serum 0,124	4,935	0,263
Pferd II . .	1,475	397,7 Körperchen 1,323	602,3 Serum 0,152	3,326	0,254
Schwein . .	2,309	435,09 Körperchen 2,157	602,3 Serum 0,152	4,957	0,270
Kaninchen .	2,108	372,1 Körperchen 1,946	627,9 Serum 0,162	5,229	0,259
Mensch I. .	2,095	513,02 Körperchen 1,911	486,98 Serum 0,184	3,723	0,382
Mensch II .	1,943	396,24 Körperchen 1,702	603,76 Serum 0,241	4,294	0,399

in denen des Kaninchens (5,229 ‰), des Menschen, des Pferdes und des Schweines. Der Kaligehalt der rothen Blutkörperchen des Kaninchens (vermuthlich auch des ihm verwandten Meerschweinchens) übertrifft den bei der Katze gefundenen um etwa das 20 fache! Viel geringer, aber immer noch im Verhältniss zu Katze und Hund erheblich ist der K_2O-Gehalt der Blutkörperchen bei den Wiederkäuern. Nun gleichen sich freilich diese ungeheuren Differenzen zum Theil dadurch aus, dass der Gehalt des Blutes an rothen Blutkörperchen bei den verschiedenen Thieren verschieden gross ist; dennoch bleibt, wie aus dem ersten Stabe der Tabelle hervorgeht, für das Gesammtblut — also auch für das cytolytische — ein so grosser, lediglich durch die Blutkörperchen bedingter Unterschied bestehen, dass die Extreme (vgl. Hundeblut und Pferdeblut) noch um mehr als das 10 fache von einander abweichen.

Die an K_2O reichen Blutarten sind es nun, die in den von mir mitgetheilten Versuchen eine ganz besondere deletäre Wirkung auf das Froschherz hatten. Schon die Art derselben (Abschwächung der Systole, Verlängerung der Diastole, verlangsamter Rhythmus, schliesslich diastolischer Stillstand, zuweilen peristaltisches Wogen) legte die Annahme einer Kaliwirkung sehr nahe. Die an K_2O armen Blutarten zeigten sich dagegen auch im cytolytischen Zustande als vortreffliche Nährmittel für das Herz.

Der von Langendorff auf Grund seiner Beobachtungen gezogene Schluss, dass das schädliche lackfarbene Blut nur dem hohen Kaligehalt seine Schädlichkeit verdanke, ist demgemäss unabweisbar.

Weitere Versuche.

Freilich wäre, um die Schlussfolgerung genau sicherzustellen, zu untersuchen, ob diese Kalimengen auch wirklich gross genug sind, um eine Giftwirkung zu entfalten, wobei zu beachten ist, dass das zur Speisung benutzte Blut, wie angegeben, stets mit dem dreifachen Volumen Kochsalzlösung verdünnt war. Da ich keine Angabe darüber finden konnte, in welcher Dosis Kali, dem Blute zugesetzt, schädlich auf das isolirte Froschherz wirkt, stellte ich einige Versuche an. Ich fügte normalem, dann auch nicht schädlichem cytolytischem Blute ein Kalisalz in der Menge hinzu, wie es, nach den Abderhalden'schen Angaben berechnet, im schädlichen cytolytischen Blute vorhanden sein musste. Diese wenigen Versuche, die nur einen orientirenden Charakter haben sollten, haben in der That gezeigt, dass schon ausserordentlich kleine Mengen von KCl im Stande sind, eine zur Ernährung des Froschherzens sehr taugliche Blutmischung in eine untaugliche zu verwandeln. So sah ich in einem Falle nach Hinzufügung von 0,017 g KCl (= 0,0108 K_2O) zu 100 ccm lackfarbenen Katzenblutes den Herzschlag augenblicklich schwächer werden. In einem anderen Versuche fügte ich zu normalem, den Herzschlag sehr gut unterhaltendem Kaninchenblut 0,0443 % K_2O (als KCl) hinzu, das heisst eine Menge, die noch kleiner ist, als der Zuwachs in Folge der Cytolyse betragen hätte, und sah dann auch Pulshöhe und Schlagzahl sofort sehr beträchtlich abnehmen.

Auch die Erfahrungen, die Göthlin mit dem Zusatz von Ca zu lackfarbenem Blute gemacht hat, sprechen zu Gunsten unserer Deutung. Wie aus den Untersuchungen zahlreicher Forscher, bes.

Ringer (8), hervorgeht, besteht in Betreff ihrer Wirkungen auf das Froschherz ein Antagonismus zwischen den Kali- und den Kalksalzen. Die giftige Kaliwirkung kann durch Ca, die giftige Ca-Wirkung durch K aufgehoben werden. Demgemäss muss es gelingen, auch im schädlichen cytolytischen Blute den Kaliüberschuss durch Hinzufügung von Ca zu compensiren. Dass dies der Fall ist, hat Göthlin gezeigt; freilich weicht er in der Deutung dieses Erfolges von der unserigen wesentlich ab. Wurde er doch durch diese günstige Wirkung zu der Annahme verführt, dass das lackfarbene Blut zur Ernährung des Froschherzens desshalb unfähig sei, weil das freiwerdende Hämoglobin den Kalk des Plasmas binde und dadurch unwirksam mache. Den thatsächlichen Befund Göthlin's habe auch ich bestätigen können, wie folgendes Versuchsbeispiel zeigen möge.

Versuch vom 18. October 1902.

Blut von einem an demselben Tage durch die linke Karotis entbluteten Kaninchen. Das cytolytisch gemachte Blut ist eine Stunde centrifugirt worden. Herz badet in Kochsalzlösung.

11 h 54'. Froschherz wird mit normalem Blute gespeist; schlägt gut. 12 h 5'. Das Blut wird durch cytolytisches ersetzt. Pulshöhe nimmt sofort ab, ebenso Frequenz. 12 h 51'. Das Herz steht vollkommen. Es wird 1 g $CaCl_2$ zu 100 ccm cytolytischen Blutes hinzugefügt. Nach anfänglich unregelmässigem Schlagen kommt es bald zu einer regelmässigen, guten Thätigkeit des Herzens.

Wie man sieht, lässt sich also die durch einen hohen Kaligehalt bedingte Giftwirkung des lackfarbenen Kaninchenblutes durch Ca-Zusatz leicht beseitigen. Dies ist ebenso wie in den Versuchen von Ringer, Howell (9) u. A. nur als antagonistische Wirkung aufzufassen. Wäre ein Ca-Zusatz nöthig, weil das vorhandene Ca des Serums durch das freigewordene Hämoglobin gebunden wäre, so würde die Wirksamkeit so kleiner Kalkmengen, zu deren Bindung doch noch eine grosse Menge von Hämoglobin zur Verfügung stände, nicht verständlich sein.

Zum Schluss sei es mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Langendorff für die Unterstützung und Anleitung bei meinen Versuchen meinen besten Dank auszusprechen.

Angeführte Literatur.

1) O. Langendorff, Ueber die angebliche Unfähigkeit des lackfarbenen Blutes, den Herzmuskel zu ernähren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 93 S. 286. 1903.

2) H. Kronecker, Verhandlungen der Physiologischen Gesellschaft zu Berlin 1878/79. Du Bois-Reymond's Arch. f. Physiol. 1878 S. 321.

3) Heffter, Ueber die Ernährung des arbeitenden Froschherzens. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 29 S. 41. 1892.

4) Albanese, Einfluss der Zusammensetzung der Ernährungsflüssigkeit auf die Thätigkeit des Froschherzens. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 32 S. 297. 1893.

5) G. F. Göthlin, Ueber die chemischen Bedingungen für die Activität des überlebenden Froschherzens. Skand. Arch. f. Physiolog. Bd. 12 S. 1. 1901.

6) E. Abderhalden, Zur quantitativen-vergleichenden Analyse des Blutes. Hoppe-Seyler's Zeitschrift für physiol. Chemie Bd. 23 S. 521. 1897 u. Bd. 25 S. 65. 1898.

7) C. Schmidt, Charakteristik der epidemischen Cholera S. 29 u. 32. Leipzig u. Mitau 1850. Vergl. auch G. v. Bunge, Lehrbuch der Physiologie des Menschen Bd. 2 S. 253 u. 254. Leipzig 1901.

8) Ringer, On the mutual antagonism between lime and potash salts in toxic doses. Journ. of Physiol. vol. 5 p. 249. 1884.

9) Howell, On the relat. of the blood to the automaticity and sequence of the heart beat. Americ. Journ. of the Physiol. vol. 2 p. 47. 1898.
Derselbe, An analysis of the influence of the sodium etc. Americ. Journ. of the Physiol. vol. 6. p. 181. 1901.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.



ARCHIV

FÜR DIE GESAMMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

Dr. E. F. W. PFLÜGER,

ORD. ÖFFENTL. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT
UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES ZU BONN.

FÜNFUNDNEUNZIGSTER BAND.
ERSTES UND ZWEITES HEFT.
MIT 1 TAFEL UND 11 TEXTFIGUREN.



BONN, 1903.
VERLAG VON EMIL STRAUSS.



Ausgegeben am 10. März 1903.

Inhalt.

Seite

Beiträge zur Lehre von der Diurese. VII. Die Diurese bei Abflusserschwerung. Von Wilh. Filehne und Dr. W. Ruschhaupt, weil. Assistent des Institutes. (Aus dem pharmakologischen Institut der Universität Breslau) . . 409

Beiträge zur Lehre von der Diurese. VIII. Weitere Versuche über die Wasseraufnahmefähigkeit. Von Wilh. Filehne und Dr. Biberfeld 439

Ueber Kraft- und Stoffwechsel im Hochgebirge. Von Ferdinand Hueppe 447

Studien über den Tetanus. II. Ueber den Einfluss der Reizstärke auf den Tetanusverlauf bei indirecter Reizung. Von Prof. Dr. F. B. Hofmann, Leipzig. (Mit 20 Textfiguren.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Leipzig) 484

Die Herren Mitarbeiter

e· ˈ ·lten pro Druckbogen 30 M. Honorar ˑnd 40 Sonderabzüge gratis.

Zusendungen für die Redaction sind, um Verwechselungen zu vermeiden, zu adressiren:

Herrn Professor Dr. E. Pflüger,

Bonn, **Nussallee 172.**

Verlag von Emil Strauss in Bonn.

Bethe, Albrecht, Dürfen wir den Ameisen und Bienen physische Qualitäten zuschreiben? Mit 2 Tafeln u. 5 Textfiguren. 8°. 1898. Mk. 3.—.

Boruttau, Prof. Dr., Die Actionsströme und die Theorie der Nervenleitung. Octav. 1902. Mk. 5.—.

Ewald, Prof. J. Rich., Eine neue Hörtheorie. Octav. 1899. Mk. 1.60.

Goltz, Friedrich, Prof. an der Universität Strassburg, Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. Gesammelte Abhandlungen. Mit drei Tafeln in Farbendruck. Octav. Kart. 1881. Mk. 8.80.

Griesbach, Prof. Dr. med. u. phil. H., Vergleichende Untersuchungen über die Sinnesschärfe Blinder u. Sehender. 8°. 1899. Mk. 4.—.

Heidenhain, Prof. Dr. Martin, Ueber chemische Umsetzungen zwischen Eiweisskörpern und Anilinfarben. Octav. 1902. Mk. 3.60.

Leydig, Dr. Franz, Prof. an der Universität Bonn, Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Thierkörpers. Mit 6 Tafeln in Farbendruck. Octav. 1885. Mk. 20.—.

— — Die augenähnlichen Organe der Fische. Anatomisch untersucht. Mit 10 lithogr. Tafeln. Gross-Octav. 1881. Geb. 100 S. Mk. 13.50.

— — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Mit 8 Tafeln in Farbendruck. Gross-Octav. 1883. Kart. 174 S. Mk. 20.—.

Pelman, Dr. C., Prof. an der Universität und Director der Provinzial-Irrenanstalt zu Bonn, Rassenverbesserung und natürliche Auslese. Octav. 1896. Mk. —.60.

Pflüger, Dr. E. F. W., Prof. an der Universität Bonn, Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Rede zum Antritt des Rektorates. Octav. 1889. Mk. 1.—.

— — Wesen und Aufgaben der Physiologie. Octav. 1878. Geheftet 16 S. Mk —.50.

— — Ueber die Kunst der Verlängerung des menschlichen Lebens. Gross-Octav. 1890. 32 Seiten. Mk. 1.—.

Schenck, F., Professor der Physiologie in Marburg. Zum Andenken an Adolf Fick. 50 S. Gross-Octav. Mk. 1.20.

Strauss, David Friedrich, Gesammelte Schriften. Nach des Verfassers letztwilligen Bestimmungen zusammengestellt. Eingeleitet und mit erklärenden Nachweisungen versehen von Eduard Zeller. Mit 2 Portraits des Verfassers in Stahlstich. 12 Bde. Octav. 1876—1878. Preis Mk. 60.—. In 12 Halbfranzbände geb. Mk. 75.—.

— — Ausgewählte Briefe. Herausgegeben und erläutert von Eduard Zeller. Mit 1 Portrait in Lichtdruck. Octav. 1895. Neue billige Ausgabe, brosch. Mk. 2.—, geb. Mk. 3.—.

Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere. Herausgegeben von Dr. E. F. W. Pflüger, o. ö. Professor der Physiologie an der Universität und Director des physiolog. Instituts zu Bonn. Erscheint in zwangloser Folge, jährlich ca. 3—4 Bde. à 12 Hefte. Preis pro Band Mk. 27.—.

Erschienen sind in obigem Verlage Band 17—96. Preis mit Supplement und Register: Mk. 1908.60.

Centralblatt für allgemeine Gesundheitspflege. Herausgegeben von Dr. Lent, Geh. Sanitätsrath in Köln, Stübben, Geh. Baurath in Köln, Dr. Kruse, a. ö. Prof. der Hygiene in Bonn, I.–XXII. Jahrg. Monatlich erscheint ein Heft. Preis pro Jahrgang Mk. 10.—.

Jahresbericht über die Fortschritte der Physiologie. In Verbindung mit Fachgenossen herausgegeben von Dr. L. Hermann, Professor der Physiologie an der Universität und Director des Physiol. Instituts zu Königsberg i. Pr. Band I—X. Berichte über die Jahre 1892—1901. Preis pro Band Mk. 15.—.

Generalregister zum Jahresbericht über die Fortschritte der Physiologie. Bd. 1—10. Mk. 7.50.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

